8e Année (Trimestriel) Numéro Hors Série

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE — MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

LA PRISE DE NOURRITURE CHEZ LE VER A SOIE

par J.-M. LEGAY

COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
10 JUL 1957

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
7, rue Keppler - Paris

LES ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

L'attention des lecteurs des Annales de l'Institut national de la Recherche agronomique est appelée sur la réorganisation de cette publication qui a été réalisée entre 1950 et 1952.

Les travaux effectués dans les stations et laboratoires de l'Institut national de la Recherche agronomique peuvent être classés dans onze disciplines ou groupes de recherches : Études des sols et fertilisation — Bioclimatologie — Physiologie végétale — Génétique végétale, Pathologie végétale — Zoologie agricole — Physiologie appliquée à l'élevage — Nutrition et alimentation du bétail — Élevage et génétique animale — Technologie des produits animaux — Technologie des produits végétaux.

Aussi l'Institut national de la Recherche agronomique a-t-il décidé en 1950 de remplacer ses anciennes publications dont certaines avaient dû cesser de paraître en raison des circonstances par un périodique homogène couvrant l'ensemble de ses travaux : LES ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE.

Pour la commodité des lecteurs, les Annales ont été divisées en cinq séries, de périodicité différente, concernant chacune un secteur de recherches, auxquelles on peut s'abonner ensemble ou séparément :

Série « A » : ANNALES AGRONOMIQUES — Science du sol, Fertilisation, Bioclimatologie, Physiologie végétale (couverture blanche) — Cette série, dont le premier numéro a paru en janvier 1950, succède aux Annales agronomiques fondées en 1875 par Dehérain, arrêtées en 1902 et reprises en 1930 par Demolon. Elles comportent six fascicules par an. Elle comprendra exceptionnellement 8 fascicules en 1957 dont 2 consacrés à la Physiologie Végétale.

Série « B » : ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES — Génétique, sélection, techniques culturales (couverture verte). — Cette série succède aux anciennes annales de Phytogénétiques interrompues depuis 1940. Le 1er numéro a paru en janvier 1951. Elle comporte 4 fascicules par an.

Série « C » : ANNALES DES ÉPIPHYTIES — Pathologie végétale, Zoologie agricole, Phytopharmacie (couverture rouge). Cette série succède aux anciennes Annales des Épiphyties dont la parution a été suspendue pendant l'année 1949.

Le 1er numéro a paru en janvier 1950. Cette série comporte 4 fascicules par an.

Série « D » : ANNALES DE ZOOTECHNIE — Physiologie animale, nutrition et alimentation, génétique et sélection, élevage (couverture jaune). Série entièrement nouvelle ; le n° 1 a paru en 1952. Elle comporte 4 fascicules.

Série « E » : ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE — Conservation et transformation des produits agricoles (couverture grise). Cette série succède aux Annales de Technologie interrompues depuis 1940. Depuis 1953, elles comportent 4 fascicules. Depuis 1956 le nombre moyen de pages a été doublé.

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/annales-de-zoologie-ecologie-animale_1957_8_supplement_0

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE — MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

LA PRISE DE NOURRITURE CHEZ LE VER A SOIE

par J.-M. LEGAY

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
7, rue Keppler - Paris

A mes parents,
A ma femme,

Les résultats que je présente aujourd'hui sous forme de thèse ne sont évidemment pas le fruit de mon seul travail. Je n'oublie pas tout ce que je dois, depuis des années, à mes parents, à ma femme, à mes camarades, à ceux de mes professeurs qui m'ont fait aimer les Sciences de la nature.

M. le Pr Grassé, membre de l'Institut, qui m'a engagé dès 1949 à orienter mes recherches dans une voie résolument expérimentale, voudra bien trouver ici l'expression de ma respectueuse reconnaissance pour le soutien qu'il m'a toujours accordé et l'honneur qu'il m'a fait en acceptant la présidence de mon jury de thèse.

M. Schenk a permis et soutenu mes efforts. Depuis qu'il a la charge de diriger la Station de Recherches Séricicoles d'Alès, il a défendu dans notre Service la nécessité de poursuivre parallèlement des recherches théoriques et pratiques. Qu'il veuille bien considérer ce travail comme l'un des résultats de son action.

Je tiens également à exprimer ma gratitude à M. Trouvelot, Directeur de la Station Centrale de Zoologie Agricole, à qui je dois d'avoir travaillé sur ce remarquable matériel qu'est le Ver à Soie, à M. Grison, avec qui la discussion des problèmes soulevés me fut toujours profitable, à M. Chauvin, qui a accepté plusieurs fois de critiquer mes résultats ou projets expérimentaux et de me faire profiter de sa grande expérience de la physiologie des Insectes.

M. le Pr Delmas dont l'érudition et la connaissance du Ver à Soie m'ont été si souvent d'un grand secours, M. le Pr Pesson, qui a guidé mes premiers pas dans son laboratoire et m'a constamment assuré depuis de son aide la plus efficace voudront bien accepter mes vifs remerciements.

Il m'est agréable de dire l'accueil bienveillant que j'ai rencontré à chaque occasion dans le cadre de l'Université. J'adresse l'expression de ma respectueuse reconnaissance à MM. les Prs Teissier, Cousin et Possompes de Paris, à MM. les Prs Mathias et Tuzet de Montpellier, à M. le Pr Nigon de Lyon qui a bien voulu m'accorder l'aide précieuse de ses critiques dans l'interprétation des phénomènes observés.

Je remercie aussi tout le personnel de la Station de Recherches Séricicoles d'Alès, dont l'effort constant permet d'envisager l'étude des problèmes les plus délicats ; en particulier, sans l'aide dévouée et désintéressée de Mlle Baud, Agent Technique Principal il eût été impossible d'aborder avec autant de liberté des expériences longues et minutieuses.

***

On trouvera en fin d'ouvrage une table des matières, une table des graphiques, une table des données numériques. Ces dernières sont présentées sous deux formes : des tableaux dans le texte pour ceux nécessaires à sa compréhension, des tableaux hors-texte pour les données dans le détail desquelles le lecteur n'est pas obligé d'entrer.

***

J'exprime ma vive reconnaissance à M. l'Inspecteur Général Bustarret pour avoir bien voulu assurer l'impression de cette thèse dans le cadre des travaux de notre Service, l'*Institut National de la Recherche Agronomique.*

LA PRISE DE NOURRITURE CHEZ LE VER A SOIE

INTRODUCTION

Le comportement alimentaire d'un animal comprend trois faits essentiels :

— la recherche de la nourriture,

— le choix entre plusieurs aliments possibles,

— la prise de nourriture elle-même, ou ingestion.

Dans la pratique, le Ver à Soie, animal domestique, n'a pas à rechercher sa nourriture, ni à la choisir. Les techniques d'élevage, qui comportent toutes, quelles que soient leurs modalités, une distribution de feuilles de mûrier fraîches, font que seule la *prise de nourriture* est passible, dans les conditions normales, d'une étude de comportement. Cela ne veut pas dire que les deux premiers phénomènes (recherche et choix) ne peuvent être étudiés chez le Ver à Soie ; mais ils ne peuvent l'être que dans le cadre d'expériences réalisées dans des conditions anormales, c'est-à-dire différentes du mode de vie habituel du Ver à Soie en élevage ; ces conditions se rapprocheraient plutôt de celles qui sont imposées aux Insectes sauvages.

Les différences profondes existant entre ces deux catégories d'expériences, et dans leur interprétation, nous engagent à ne rapporter ici que celles de nos expériences qui ont trait à l'ingestion.

La prise de nourriture est dans le vaste problème de l'alimentation d'un être vivant un phénomène fondamental. Il a cependant été très peu étudié dans l'ensemble du règne animal ; on a toujours supposé, plus ou moins implicitement, que l'individu considéré pouvait manger, sans réactions notables, des aliments souvent fort différents, en telle quantité qu'aurait fixée l'expérimentateur. Or, au cours de ces dernières années, le développement des études générales de comportement, les problèmes posés aux zootechniciens par l'amélioration des animaux domestiques, ceux posés aux médecins par les accidents alimentaires liés aux chocs opératoires ou à certaines maladies, ont peu à peu attiré l'attention des chercheurs sur les questions d'appétence, de faim, et de consommation, et sur la nécessité d'une étude rationnelle de ces phénomènes.

Empiriquement, on connaissait depuis longtemps l'importance de ces questions : ainsi les habitudes culinaires, l'ordonnance même des repas en sont pour l'homme des témoins matériels ; les éleveurs, de leur côté, savent les variations fantastiques des quantités ingérées par les animaux domestiques (en particulier la chèvre), selon une série de facteurs parfois inattendus.

Mais l'analyse des faits et la recherche des mécanismes qui aboutissent à tel ou tel comportement commencent seulement d'être abordées, aussi bien chez les Vertébrés que chez les Insectes. Chez ces derniers, elles n'ont jamais fait l'objet d'études systématiques ayant pour but le seul phénomène de la prise de nourriture. Nous nous sommes proposés de remédier à cette lacune chez le Ver à Soie.

*
* *

La prise de nourriture est un fait de comportement, premier maillon de la chaine des phénomènes dont l'ensemble constitue la fonction de nutrition. C'est par lui que l'animal est, du point de vue alimentaire, *en contact* avec le milieu extérieur. C'est *à ce niveau* que l'équilibre entre nourriture ingérée et dépenses liées à la vie même de l'animal va se régler. Si, expérimentalement, nous modifions l'un de ces termes, nous devons nécessairement observer des variations de l'autre terme.

Or, par le jeu de facteurs internes ou externes à la chenille, nous pouvons faire varier de façon précise ses diverses fonctions et les besoins qui en découlent ; il doit donc être possible de mettre en évidence et de mesurer les variations qui vont, par voie de conséquence, affecter quantitativement la prise de nourriture. C'est ce qui constituera l'objectif d'une partie de notre travail.

D'un autre côté, si nous imposons au Ver une ingestion anormale, nous devons réciproquement constater des variations dans le déroulement des fonctions de notre animal. Dans une autre partie de notre travail, nous essaierons d'analyser ces modifications.

Dans l'un comme dans l'autre cas, nous n'aborderons pas les mécanismes intermédiaires, qui impliquent l'intervention du système nerveux et des hormones. La résolution de ces nouveaux problèmes ne peut d'ailleurs être abordée avec quelque certitude qu'après la mise au point apportée par des recherches du type de celles que nous exposons ici. Une pareille étude devrait d'autre part faire appel à des techniques dont les principes et les résultats sont encore fort discutés.

*
* *

La prise de nourriture, phénomène sur lequel la sélection n'a jamais porté, tout au moins de façon directe, présente par ailleurs une variabilité naturelle. Les modifications subies peuvent être qualitatives, mais surtout quantitatives. Ce dernier mode de variation est évidemment le plus important chez une chenille dont la croissance et l'activité alimentaire

sont très marquées. Rappelons que le Ver à Soie pèse 0,5 mg à la naissance et atteint près de 5 g à la maturité, c'est-à-dire un poids 10 000 fois plus élevé.

Cette remarquable synthèse de matière vivante effectuée en un temps court (de l'ordre de 30 jours) ne va pas pour l'animal qui en est le siège, sans crises, sans accidents plus ou moins importants qui retentissent sur l'état et le fonctionnement de tous ses organes. C'est à ces moments que les aptitudes particulières à chaque Ver se révèlent et que les différences s'accusent. Nous attacherons la plus grande importance au cours de l'exposé à signaler les variations individuelles que nous aurons constatées.

Ainsi la prise de nourriture est un phénomène central, dont la grandeur est à la fois *déterminée* par différents facteurs parmi lesquels il est possible d'établir une hiérarchie, et *déterminante* dans le fonctionnement et le développement de la chenille. Enfin pour des conditions expérimentales données, l'ingestion est susceptible de variations parfois importantes selon les individus. Il convient de ne pas négliger cette variabilité, mais au contraire de la décrire, d'en préciser les limites, même si, pour le moment, les raisons profondes de celles-ci nous échappent.

PREMIÈRE PARTIE

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

Le matériel sur lequel nous avons fait porter nos études est une race industrielle de Vers à Soie, le « 200 × 300 » des Ets. ROUSTAN, qui nous ont fourni chaque année la quantité de « graines » ou œufs nécessaire. Nous avons préféré, en définitive, un matériel génétiquement impur, mais dans lequel une certaine stabilité des caractères physiologiques nous était assurée, pour plusieurs années, plutôt qu'une souche apparemment pure, dont l'entretien en *inbreeding* nous aurait valu rapidement des accidents de dégénérescence.

L'homogénéité de notre matériel s'est révélée acceptable, comme en témoigne la mesure de divers caractères biologiques ; les uns ont été contrôlés à l'occasion de nos propres recherches (poids aux mues, durée de développement, etc.) ; d'autres l'ont été par différents chercheurs à qui nous fournissions parallèlement le même matériel, et qui poursuivaient des buts très variés.

Les œufs, conservés au frigidaire à + 4° depuis la fin de janvier jusqu'au moment de leur emploi, étaient incubés à la température constante de 22°C, après deux jours de préincubation à 10-12°C. On sait que les naissances s'étalent généralement sur plusieurs jours (BUONOCORE, 1953) et que l'ensemble des larves nées le même matin et nourries pour la première fois constitue une « levée ». Nous n'avons jamais gardé pour nos élevages principaux que les premières levées. Toujours dans le même but d'homogénéiser notre matériel expérimental, nous n'avons jamais pratiqué l'égalisation [1] des deuxième et troisième levées, comme cela est souvent réalisé dans la pratique ; celles-ci étaient parfois conservées, mais élevées séparément et réservées à des essais secondaires.

L'importance des lots élevés a toujours été telle que les prélèvements de Vers effectués sur la population ne modifiaient pas sensiblement celle-ci. De toute façon, nous considérons qu'on ne doit pas élever de lots de moins de 250 individus chaque fois que c'est expérimentalement possible.

[1] « L'égalisation » consiste à obtenir le plus rapidement possible, à la première mûe par exemple, que les Vers des levées successives soient au même point de développement ; pour ce faire, on accélère la croissance des dernières levées en les élevant à une température supérieure à la température standard et en leur distribuant un plus grand nombre de repas ; on retarde au contraire celle des premières levées par les opérations inverses. On arrête le traitement lorsque l'égalité pondérale des divers animaux est obtenue.

En dehors du rôle probable de l'effet de groupe dont nous aurons l'occasion de reparler, il est *matériellement* beaucoup plus difficile d'élever de façon homogène un groupe de 10 Vers qu'un groupe de 1 000.

La température des locaux d'élevages a été maintenue à 22°C quel que soit l'âge des Vers. Suivant l'importance des lots, nous avons utilisé soit de petites pièces chauffées à l'électricité et réglées par un thermostat (± 1°C), soit une magnanerie chauffée par deux fours à charbon (± 2°C, au maximum en élevage de printemps).

L'humidité n'a pas été réglée, mais contrôlée et maintenue à un taux normal (60 à 70 p. 100 H. R.) en cas de baisse brutale, par des procédés classiques (évaporation d'eau par chauffage, aspersion du sol).

L'aération de nos magnaneries s'effectuait grâce à un jeu de trappes réglables, disposées pour partie au ras du sol, pour partie au plafond ; la ventilation était activée, pour les élevages de printemps, du fait même du chauffage (température moyenne extérieure du 20 avril au 20 mai : 15°5 environ, soit 7° d'écart avec celle des locaux d'élevages).

La feuille de mûrier destinée à l'alimentation des Vers a été cueillie le moins longtemps possible à l'avance (un jour au maximum). Elle était entreposée, en attendant son utilisation, dans un « ramier », pièce fraîche et obscure. Avant d'être distribuée, la feuille était brassée pour assurer son aération ; cette pratique ajoutée au mélange qui se produit au moment de la cueillette donnait à l'aliment l'homogénéité souhaitable.

La distribution de la nourriture aux Vers en élevage s'effectue normalement de façon discontinue à l'occasion des repas. Nous avons imposé à nos chenilles le rythme de 4 repas, ce chiffre nous ayant paru, d'après les données empiriques, comme le plus près de l'optimum à 22°. Des expériences ultérieures devaient nous prouver que cette hypothèse était exacte. Ces repas étaient régulièrement espacés et donnés, quel que soit l'âge des Vers, à 6 h, 11 h, 16 h, et 21 h.

Enfin, si durant la plus grande partie de l'année, il est possible d'élever de petites quantités de Vers, nous insistons sur le fait qu'en raison des modifications d'ordre chimique subies par les feuilles de mûrier avec leur croissance, la plupart des expériences de physiologie normale ne peuvent être réalisées de façon certaine qu'avec des *animaux issus d'élevage de printemps*. Par suite, toutes les expériences importantes, et celles qui n'impliquent pas de témoins (résistance au jeûne, par exemple), ont été réalisées du 20 avril à la fin mai. Des répétitions peuvent s'effectuer jusqu'au 15 juin. En dehors de ces périodes, nous n'avons organisé que des essais préliminaires ou des expériences secondaires.

Nous donnons ci-contre le tableau de contrôle d'un de nos élevages-standard (1952).

Dates	Nbre repas ingérés	Heure des pesées	Poids moy. individuels	Observ.	Dates	Nbre de repas ingérés	Heure des pesées	Poids moy. individuels	Observ.
16.IV	4	6	0.50	éclosion	1.V	0	6	-	
		18	0.87				18	-	3ème mûe
17.IV	4	6	0.84		2.V	2	6	-	
		18	1.58						
18.IV	4	6	1.64	1er âge			18	218.43	
		18	3.21		3.V	4	6	237.50	
19.IV	4	6	3.41				18	374.41	
		18	5.12		4.V	4	6	378.35	
20.IV	4	6	5.90				18	531.55	4ème âge
		18	7.24		5.V	4	6	591.33	
							18	772.61	
21.IV	0	6	-	1ère mûe	6.V	4	6	867.98	
		18	-				18	1035.03	
					7.V	2	6	1144.83	
22.IV	4	6	6.11						
		18	11.20				18	-	
23.IV	4	6	12.57		8.V	0	6	-	4ème mûe
		18	19.66	2ème âge			18	-	
24.IV	4	6	20.65						
		18	30.65		9.V	4	6	972.53	
25.IV	4	6	34.65				18	1275.78	
		18	40.11		10.V	4	6	1401.26	
							18	1794.95	
26.IV	0	6	-	2ème mûe	11.V	4	6	1991.35	
		18	-				18	2479.18	
					12.V	4	6	2890.43	5ème âge
27.IV	4	6	36.13				18	3245.00	
		18	53.73		13.V	4	6	3450.00	
28.IV	4	6	62.85				18	3820.83	
		18	87.18	3ème âge	14.V	4	6	4068.81	
29.IV	4	6	92.45				18	4333.80	
		18	137.50		15.V	4	6	4727.73	
30.IV	4	6	152.36				18	4753.68	
		18	200.50		16.V	2	6	4869.00	
					début du filage du cocon.				

Les poids indiqués dans ce tableau sont des poids moyens établis sur 6 échantillons de 10 vers. Ils sont exprimés en mg.

Les pesées ont été effectuées à 12 h d'intervalles, l'une à 6 h, avant le premier repas du matin, l'autre à 18 h, c'est-à-dire entre les deux derniers repas de la journée.

Chapitre II

LA PRISE DE NOURRITURE

L'étude de la prise de nourriture et de ses variations est le sujet principal de notre travail. Les traités de physiologie des Insectes (Wigglesworth, Chauvin, Roeder et coll.) ont jusqu'à présent accordé peu de place à cette question. La raison en est simple ; rares sont les chercheurs qui ont étudié le fait pour lui-même, et encore moins son aspect quantitatif. On étudie l'aspect mécanique de la prise de nourriture tel qu'il se traduit dans le fonctionnement des pièces buccales, puis on considère la digestion et l'excrétion. On saute le véritable maillon initial : l'ingestion. C'est pourtant le premier terme du rapport à deux termes qu'est le bilan nutritif.

Sans doute, les difficultés techniques inhérentes à la mesure même de cette ingestion constituent-elles une gêne importante dans de telles recherches. Ces difficultés ne sont pas propres à notre matériel, du fait de sa taille par exemple ; elles se présentent également avec des modalités diverses pour les gros animaux domestiques chez qui des études du même ordre sont abordées. Il ne peut exister de méthode de mesure parfaite et générale, mais nous pensons qu'il est possible de mettre au point pour chaque cas particulier une méthode permettant les comparaisons entre traitements, c'est-à-dire une méthode ayant au moins une valeur relative.

Avant d'exposer une méthode d'étude quantitative adaptée à notre matériel et à notre sujet, nous allons donner quelques indications concernant les modalités qualitatives de la prise de nourriture.

I. — MODALITÉS QUALITATIVES. TEMPS DE LATENCE

La façon dont les Vers à Soie attaquent la feuille de Mûrier est très précise et ne présente pas de particularité par rapport aux habitudes des autres chenilles phytophages, mineuses exceptées. Ils saisissent la feuille de préférence par le bord du limbe et découpent celui-ci en évidant des couloirs dont les limites sont généralement constituées par des nervures.

En effet la texture de la feuille influe sur l'attaque du Ver.

Variations selon la qualité de la feuille

Ainsi, il a été observé depuis longtemps que les Vers mangeaient difficilement les nervures, et que même au dernier âge, ils n'attaquaient pas la nervure principale, ni le pétiole. Si la feuille proposée est trop dure (cas des élevages d'automne par exemple), le Ver jeune attaque par la face et, si besoin est, ne perce pas la feuille de part en part (Lambert, 1906).

Variations selon l'âge des Vers

Il faut noter également que les Vers jeunes réagissent parfois de cette façon, si la feuille n'est pas assez tendre, surtout à la naissance. Contrairement à ce qu'on a souvent dit, les Vers à la naissance n'attaquent pas tous la feuille par les faces. En effet, une population de Vers à la naissance se répartit au hasard sur la surface de la feuille qu'on lui propose et par suite la plupart d'entre eux sont *obligés*, faute de place, d'attaquer la feuille par la face. Mais si nous plaçons, comme nous l'avons fait, un Ver seul sur une feuille et que nous étudions son comportement, nous observons qu'il peut très bien dès la naissance attaquer la feuille par la tranche.

Nous avons ainsi testé 84 chenilles nouveau-nées une par une, et en avons trouvé 26, soit 30 p. 100, capables d'attaquer par le bord, montrant dès ce moment leur aptitude naturelle.

Par ailleurs l'aspect et la taille des tranches découpées dans la feuille varient avec l'âge du Ver de façon caractéristique. Jusqu'à la troisième mue, l'épaisseur de ces tranches est inférieure à celle de la feuille. Si l'on ouvre le tube digestif et qu'on étale sur lame une goutte de son contenu, on observe que les morceaux de feuille ont l'aspect de véritables coupes histologiques (1), plus tard la taille des morceaux ingérés augmente et ceux-ci prennent l'aspect de plaquettes. Nous donnons au tableau nº I quelques données numériques sur cette évolution.

D'autre part, lorsque nous plaçons un Ver sur une feuille de Mûrier, il n'attaque pas celle-ci immédiatement, même si nous faisons l'essai au moment normal d'une prise de nourriture. Le Ver effectue une série de mouvements toujours les mêmes : il se promène sur la feuille, puis suit ses contours ; il s'arrête de place en place et tâte avec ses mandibules le bord du limbe comme s'il cherchait l'endroit favorable à une attaque. C'est le début de cette attaque qui semble présenter quelques difficultés pour la chenille, le bord de la feuille étant probablement plus épais et plus coriace que les parties centrales. Une fois le découpage commencé, le Ver ne paraît éprouver aucune gêne mécanique.

Entre la distribution de l'aliment et le début de la prise de nourriture, il y a donc un temps de latence dont l'importance n'est pas à négliger à certains moments de la vie du Ver : après l'éclosion, après chaque mue, à chaque repas normal. C'est pourquoi nous allons étudier rapidement ce phénomène.

Temps de latence à la naissance

Les Vers étaient saisis individuellement dès leur sortie de la coque de l'œuf et mis sur une feuille tendre. Les relevés indiqués au tableau de données numériques nº 2 montrent que le temps de latence avant prise de nourriture varie selon les individus dans de larges proportions de une minute à plus d'une demi-heure. Le temps de latence moyen diffère selon qu'il s'agit de Vers attaquant par le bord ou par la face du limbe. Pour les premiers il n'est que de 9,85 minutes ; pour les seconds de 12,33 minutes ; les deux moyennes ne sont d'ailleurs pas significativement différentes (la probabilité pour qu'elles le soient étant de l'ordre de 0,20, cf. tableau nº 2).

L'attaque par la face n'est qu'une adaptation, ou plus exactement qu'un comportement passager, l'efficacité du comportement qu'on peut considérer comme normal (attaque par le bord du limbe) n'étant pas sensiblement différente de celle du comportement de remplacement.

(1) C'est-à-dire que l'épaisseur des morceaux découpés est nettement inférieure à celle du limbe lui-même.

D'autre part, les valeurs moyennes trouvées indiquent que le temps de latence est court par rapport à celui que l'on observe chez d'autres Insectes ; court également par rapport à l'échelonnement des naissances, qui porte sur plusieurs heures. Par suite, si l'on effectue une levée normale après la naissance du dernier Ver d'un lot donné d'œufs, on ne possède pas là un groupe d'individus parfaitement homogène : les Vers ne sont pas dans le même état de jeûne. Les différences sont sensibles et nous ont obligé à renoncer à certains tests de prise de nourriture que nous voulions appliquer à des Vers nouveau-nés.

Temps de latence au moment du repas

En cours d'élevage, les Vers n'attaquent pas la feuille immédiatement après sa distribution. Cette observation sera précisée à la fin de ce chapitre, mais indiquons dès maintenant que le temps de latence au moment du repas est en moyenne dans les conditions normales de 9 à 10 minutes, c'est-à-dire du même ordre de grandeur qu'après l'éclosion.

Cependant, ce temps de latence est influencé par l'état physiologique du Ver. Il peut être notablement réduit si le repas est précédé naturellement (1) ou expérimentalement d'un jeûne de plus de trois heures.

Temps de latence à la sortie de mue

Après la mue, le Ver qui vient de quitter son exuvie et présente des pièces chitineuses encore souples et peu pigmentées reste immobile. Même placé sur une feuille de Mûrier, il ne donnera aucun signe d'activité alimentaire.

Ce temps de latence entre la sortie de mue et le début de l'ingestion est assez long, de l'ordre de 2 h à 22°C (cf., tableau n° 3). On note des variations individuelles entre 1 h et 4 h, mais des temps comparables selon les mûes.

Ayant précisé quelques caractéristiques importantes du comportement des Vers avant la prise de nourriture proprement dite, nous pouvons maintenant envisager l'étude quantitative de cette dernière.

II. — MODALITÉS QUANTITATIVES

L'étude quantitative de la prise de nourriture est pour nous le point fondamental. Nous voulons connaître le poids de feuille ingérée en un temps donné par un Ver placé dans des circonstances précises, et si possible, les variations des quantités mangées en fonction du temps. Ces données de comportement alimentaire doivent être la base expérimentale de toute étude physiologique ultérieure.

(1) Par exemple, au repas de 6 h qui est précédé du jeûne nocturne les Vers se jettent rapidement sur la feuille.

1. Exposé historique critique

En fait, dans le but de préciser les techniques d'élevage et en particulier la fourniture en feuilles, on s'est soucié depuis longtemps de connaître la quantité de feuille consommée par les Vers à Soie au cours de leur vie larvaire.

Il était en effet facile de peser la feuille distribuée puis la litière (qui comprenait en mélange excreta et refus de feuilles) et de rapporter la quantité mangée à l'once de graines, c'est-à-dire un nombre important et mal déterminé de Vers. Ces premières données comportaient nécessairement de grosses erreurs.

Peligot, en ce qui concerne la physiologie alimentaire, semble avoir été l'un des meilleurs expérimentateurs séricicoles, réunissant dans ses expériences beaucoup de qualités, et tenant compte ou signalant de nombreux facteurs de variations (qui ne devaient être étudiés que beaucoup plus tard).

Nous reprochons à ces méthodes, qui ont un intérêt en sériciculture, d'être à peu près inutilisables pour une étude de comportement et de physiologie alimentaire :

— d'une part elles ne fournissent pas de données individuelles,

— d'autre part elles ignorent nécessairement les poids frais réellement ingérés,

— de plus, lors des calculs permettant de passer des poids frais aux poids secs ou inversement, elles ne tiennent pas compte du fait que la litière au sens strict, c'est-à-dire, les restes de feuilles découpées par les Vers, se dessèche beaucoup plus vite que le petit tas de feuilles témoins non entamées,

— enfin, les données obtenues de cette façon sont globales et concernent une durée expérimentale obligatoirement longue, 24 h en général. Dans ces conditions, une étude cherchant à chiffrer le phénomène de prise de nourriture sur des durées *très courtes* et à suivre son évolution dans le temps était impossible.

La méthode d'étude préconisée par Trouvelot (1938) et appliquée depuis sur de nombreux Insectes sauvages consiste à évaluer les quantités mangées en passant par l'intermédiaire de surfaces. Elle a été très peu utilisée chez le Ver à Soie. Stelniceanu (1931) s'est servi du procédé très brièvement à deux occasions.

Cette méthode a pourtant le grand avantage de permettre une étude individuelle, mais elle aboutit à des erreurs pondérales certaines si le végétal considéré dans l'expérience n'a pas une structure suffisamment homogène et si l'Insecte étudié en tient compte. C'est précisément le cas du Ver à Soie qui délaisse le plus souvent les nervures. Enfin comme les

précédentes, cette méthode fait généralement porter les expériences sur des temps assez longs, afin que les surfaces découpées soient mesurables ; nous ne connaissons pas de résultats obtenus par ce procédé sur des temps de 1 4 d'h ; il est plus difficile de mesurer une surface correspondant à 2 mg que de peser ces mg.

2. Méthode d'étude utilisée

Les méthodes globales exposées précédemment, portant soit sur un grand nombre d'individus, soit sur un temps long, ne pouvaient nous satisfaire, puisque nous désirions utiliser une méthode répondant aux exigences d'une étude physiologique et laissant en même temps à la prise de nourriture son caractère de phénomène de comportement.

Nous n'avons pas retenu les techniques plus ou moins aléatoires qui consistaient à suspendre le Ver ou sa nourriture au fléau d'une balance et à enregistrer ses variations.

Nous avons profité de l'extrême maniabilité du Ver à Soie, animal domestique, peu sensible à bien des traitements à condition de prendre quelques précautions et d'utiliser certains de ses réflexes naturels. Nous avons mis au point la technique suivante :

Principe. La chenille est pesée avant la distribution du repas, puis toutes les 15 minutes pendant 3 h. Les excreta sont immédiatement pesés après leur rejet. Le poids de la feuille mangée est connu par différence entre deux pesées successives du Ver, compte tenu du poids d'excreta émis, le cas échéant, pendant cette période.

Causes d'erreurs. Discussion. Les causes d'erreurs sur ces mesures sont dues aux variations du poids du Ver liées à des fonctions autres que l'ingestion. Ces fonctions (respiration, transpiration, excrétion...) correspondent à une série de dépenses qui d'une façon générale sont les suivantes :

— dépenses pour régulation de la température,

— dépenses sous forme d'excrétions,

— dépenses correspondant au fonctionnement des systèmes, aux synthèses permanentes, à l'action dynamique spécifique.

Les premières de ces dépenses peuvent être considérées comme nulles chez un poïkilotherme comme le Ver à Soie.

Celles par excrétion sont mesurées pendant l'expérience elle-même et il est facile d'en tenir compte.

Les autres sources de dépenses sont bien plus faibles, mais sont sensibles et notre dispositif expérimental en rend compte. Si ces dépenses n'existaient pas ou n'étaient pas mesurables, un Ver qui, pendant une période donnée, ne mange pas et n'excrète pas devrait, pendant la dite période, se maintenir à poids constant. Or, on constate expérimentalement une diminution de poids, de quart d'heure en quart d'heure.

Cette variation est donc facilement mesurable,pendant toutes les périodes d'un quart d'heure où le Ver ne mange pas. Pendant celles où il mange, il n'est pas possible de faire la part dans l'augmentation de poids du Ver :

— de la variation due à l'ingestion,

— de celle due à des pertes du type ci-dessus.

Par suite, assimiler l'augmentation de poids du Ver pendant un quart d'heure à la quantité ingérée dans ce meme temps revient à faire *une approximation par défaut.*

Il est d'ailleurs possible d'estimer l'erreur systématique correspondant au cours d'expériences qui seront rapportées plus loin (cf. Chapitre VIII).

D'un autre côté, notre méthode de mesure de la prise de nourriture présente l'intérêt de fournir, en plus du résultat cherché, des données individuelles importantes : poids de l'animal utilisé, poids des excreta, moment des excrétions... ; les poids étant des poids frais réels et non des poids secs ou des poids frais calculés.

A partir de nos données de base, il est cependant toujours possible de passer aux poids secs directement et expérimentalement, et non grâce à des calculs et des échantillonnages.

Le défaut pratique essentiel de notre méthode est de nécessiter la présence constante de l'expérimentateur, qui ne peut de plus suivre que 15 Vers à la fois, répartis en 3 séries de 5 Vers décalés de 5 en 5 minutes. Par suite les données numériques correspondant à certaines expériences ont-elles demandé beaucoup de travail.

Notre méthode de mesure est essentiellement adaptée à la comparaison de traitements et d'une façon générale à l'appréciation des variations — que celles-ci se produisent pour des conditions expérimentales différentes, pour des Vers différents, ou pour un même Ver en fonction du temps. Dans ce dernier cas, notre méthode a l'intérêt de fournir des données sur les variations des quantités de feuille mangées *au cours du repas lui-même* et par suite de définir avec précision l'ensemble des processus qu'on appelle repas chez le Ver à Soie.

3. Le repas normal et la courbe de rassasiement

Dans le cas du repas normal séricicole, cas où les Vers n'ont *pas jeûné* et où la feuille est distribuée une seule fois au début du repas, on obtient des données comparables à celles du tableau I. Ce type de relevés a été vérifié sur de nombreuses expériences.

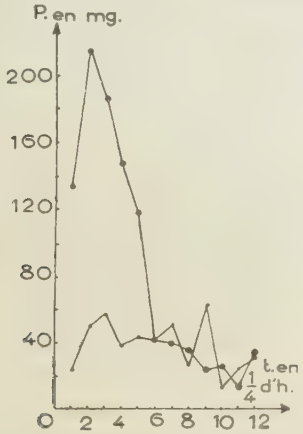
TABLEAU I. — *Prise de nourriture dans le cas du repas sericicole normal — vers du IV^e âge.*

N° des vers	Poids des vers	Temps en 1/4 d'H.													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	T6	T12
1	419	0	8	5	2	0	0	1	0	0	0	4	0	15	20
2	456	10	4	8	0	1	3	5	0	0	0	0	2	26	33
3	444	1	7	16	12	4	2	6	0	0	0	0	3	42	51
4	400	3	1	4	2	0	0	0	0	0	0	0	1	10	11
5	620	1	4	7	8	0	3	0	0	0	0	0	2	23	25
6	486	18	12	11	5	6	0	0	0	0	0	0	0	52	52
7	550	14	15	5	0	7	8	0	1	0	2	1	3	49	56
8	514	3	14	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	17	19
9	545	0	15	12	6	3	1	3	6	0	3	0	1	35	48
10	390	8	7	9	7	10	0	0	2	1	0	1	2	41	47
11	497	5	7	2	0	0	0	0	0	6	4	0	0	14	24
12	415	1	14	5	0	5	0	0	0	0	1	0	0	25	26
13	385	17	13	19	10	10	0	1	0	1	0	0	0	69	71
14	698	0	1	0	17	1	0	2	0	0	0	0	2	19	23
15	379	1	0	0	4	0	0	0	0	2	1	0	0	5	8
16	583	0	0	0	0	6	0	0	0	2	6	2	0	6	16
17	573	6	2	3	1	7	0	0	0	1	0	0	0	19	20
18	465	0	0	6	10	0	4	5	0	0	6	0	5	20	36
19	474	2	6	8	4	2	6	0	2	0	0	0	0	28	30
20	475	1	1	12	8	12	3	1	14	0	0	1	1	37	54
21	550	8	13	6	4	1	5	4	5	1	0	0	0	37	47
22	583	0	11	15	7	3	0	2	3	0	0	0	2	36	43
23	656	0	0	0	10	14	1	0	0	0	0	0	0	25	25
24	566	4	9	4	12	3	1	0	0	3	0	0	0	33	36
25	645	5	3	10	0	0	0	0	0	0	0	0	3	18	21
26	485	1	5	11	7	8	6	5	0	1	0	0	0	38	44
27	581	9	11	0	6	9	0	0	3	1	2	5	4	35	50
28	720	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	424	8	17	8	5	6	0	5	0	0	0	0	2	44	51
30	523	9	17	0	0	1	0	0	0	5	2	0	0	27	34
T		135	215	187	147	119	43	41	36	24	27	14	33		1021
M		4.50	7.16	6.23	4.90	3.96	1.43	1.36	1.20	0.8	0.90	0.46	1.10		34
T.C.		135	350	537	684	803	846	887	923	947	974	988	1021		

T = Quantité totale ingérée par les 30 vers en 1 quart d'heure ; M = Quantité moyenne ingérée par 1 ver en 1 quart d'heure.
T.C. = Totaux cumulés pour les 30 vers et par quart d'heure ; T6 = Quantité totale ingérée par ver pendant les 6 premiers quarts d'heure.
T12 = Quantité totale ingérée par ver pendant les 12 premiers quarts d'heure.

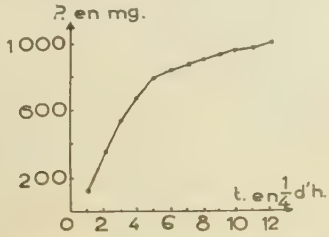
Étude globale pour l'ensemble du groupe de Vers étudiés (IV^e^ âge)

Si nous portons sur un graphique les quantités moyennes ingérées en fonction du temps, moyennes établies à partir de 30 Vers chaque quart d'heure, nous obtenons une courbe que nous appellerons « courbe de rassasiement » (LEGAY, 1953). On voit d'après le graphique n° 1 qu'après un



GRAPHIQUE 1. — Courbe de rassasiement dans le cas du repas séricicole. — Variations des quantités ingérées (-●-) et excrétées (-●-) exprimées en mg en fonction du temps (en 1/4 d'heure). — On note déjà sur ce graphique la régularité relative de l'excrétion par rapport à l'ingestion.

certain temps de latence, les quantités mangées augmentent rapidement et atteignent un maximum, puis diminuent progressivement à mesure que baisse l'appétit des chenilles. La quantité de feuille mangée par quart d'heure ne tombe pas à zéro, mais varie autour d'une valeur faible.



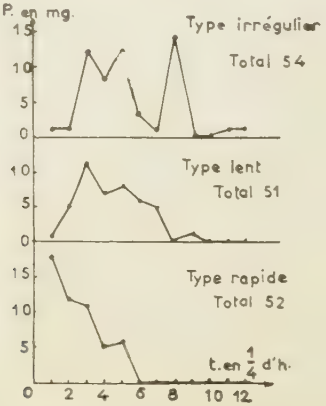
GRAPHIQUE 2. — Courbe cumulative des quantités mangées. Cas du repas séricicole normal.

Étant donné d'autre part l'aspect de la courbe, nous avons cherché à savoir si les moyennes successives étaient significativement différentes. Elles ne le sont nettement qu'entre le 5^e^ et le 6^e^ quart d'heure, soulignant qu'à ce moment l'activité alimentaire tend brusquement pour la plupart des Vers vers sa valeur de stabilisation. Si on construit la courbe cumulative des quantités mangées (cf. graphique n° 2) par les 30 Vers, on obtient

une courbe à saturation et on observe précisément que près des 83 p. 100 des quantités ingérées en 3 h le sont déjà après 1 h 30 d'alimentation. Les chiffres individuels montrent que ce comportement est très général.

Analyse individuelle

Cependant la courbe de rassasiement n'est qu'une résultante, il est nécessaire, pour son interprétation, de considérer les variations individuelles des animaux qui composent le groupe. (cf. graphique n°3)



Graphique 3. — Courbes individuelles de la prise de la nourriture pendant le repas séricicole (durée 3 heures). — Mise en évidence de comportements différents, pour un poids total ingéré comparable (54, 51 et 52 mg).

Nous constatons que le temps de latence lui-même peut être nul (Ver n° 6), faible, comme c'est souvent le cas, c'est-à-dire avec prise de nourriture à la fin du premier quart d'heure (Ver n° 21), ou atteindre un quart d'heure et plus (Ver n° 26). En moyenne le temps de latence, avant le début de l'ingestion d'un repas séricicole normal, est de l'ordre de 6 à 10 minutes ; cette durée est extrêmement comparable au temps de latence qui a été noté entre l'éclosion et la première prise de nourriture.

A ces variations du comportement correspondent des types individuels différant par la position et l'amplitude du maximum ainsi que par l'étalement de la prise de nourriture. Nous pouvons ainsi distinguer dans la façon dont se déroule le repas, des types rapides (pas de temps de latence, activité alimentaire dès le début), des types lents (temps de latence plus ou moins long, activité n'atteignant son maximum que progressivement), enfin un type irrégulier (succession de fortes et de faibles activités) (Ver n° 20).

Enfin pour des Vers de même âge, de même état physiologique, il ne semble pas qu'il y ait au cours d'une même expérience, corrélation entre quantités mangées et poids initial des Vers.

Étant données les différences individuelles de comportement, en particulier en ce qui concerne le temps de latence, on s'explique que la courbe de rassasiement présente d'abord une partie croissante et que le maximum moyen pour un groupe de Vers donné ne soit atteint qu'après un certain délai ; on pouvait toutefois se demander si, le temps de latence passé, chaque Ver ne mangeait pas dès le début au maximum. Dans ces conditions la courbe moyenne aurait dû être interprétée, non comme la représentation d'une allure générale, valable à l'échelle individuelle, mais comme la résultante d'une série de courbes décroissantes (type hyperbolique) décalées les unes par rapport aux autres du fait même que leur origine variait selon le temps de latence.

En réalité, pour des Vers soumis au rythme normal de 4 repas on peut vérifier qu'en général les quantités ingérées pendant le premier quart d'heure de prise de nourriture réelle sont inférieures ou au plus égales à celles ingérées pendant le quart d'heure suivant.

On peut conclure que le repas du Ver à Soie distribué dans les conditions sériciccoles correspond à 1 h 30 d'alimentation importante. Une durée d'expérimentation limitée à 1 h 30 peut donc être retenue, chaque fois que l'on désirera mesurer des quantités relatives. Par contre, lorsqu'on recherchera des mesures plus exactes ou qu'on tiendra à ne pas modifier la croissance ultérieure du Ver, il sera nécessaire de faire porter le temps d'expérimentation à 2 h et si possible à 3 h comme nous l'avons fait le plus souvent.

Ainsi, après un temps de latence qui varie selon les individus, le Ver se jette sur la feuille et absorbe des quantités de nourriture qui deviennent maximum au cours du deuxième quart d'heure, puis diminuent progressivement au fur et à mesure que sa faim est assouvie. Cette évolution du comportement liée à celle de sa motivation, que nous avons retrouvée par ailleurs (1), montre bien comment l'activité du Ver modifie à tout moment son comportement ultérieur.

La prise de nourriture, moins que tout autre phénomène, ne peut être isolée des autres fonctions du Ver. En particulier, elle sera suivie d'une digestion, d'une assimilation, d'une excrétion, dont les modalités influeront à leur tour sur la prise de nourriture elle-même, et ceci d'autant plus nettement que chez le Ver à Soie ces diverses fonctions sont rapides et pratiquement continues.

C'est pourquoi après avoir précisé la façon dont nous comptons mesurer l'ingestion, il nous a paru nécessaire de définir quelques caractéristiques classiques en rapport avec cette dernière.

(1) A propos d'expériences où les Vers doivent chercher leur aliment et sont récompensés par un certain temps de prise de nourriture à chaque réussite.

Chapitre III

CARACTÉRISTIQUES DIVERSES LIÉES A LA PRISE DE NOURRITURE

Nous connaissons encore fort mal les rapports qui existent chez le Ver à Soie entre des phénomènes tels que l'ingestion, la digestion, l'excrétion. Nous ne ferons donc dans ce chapitre que les présenter séparément, en insistant ici encore sur les techniques de mesure et sur la façon de les exprimer logiquement.

I. — LA QUANTITÉ DE FEUILLE INGÉRÉE

La quantité de feuille ingérée a donné lieu à très peu de déterminations précises. En effet, pour des raisons économiques évidentes, ce qui a soucié les sériciculteurs, c'est la quantité totale de feuille *distribuée*. Or, cette dernière n'est qu'une approximation de la première, car les « refus » de feuilles peuvent varier considérablement selon la qualité de la feuille, les techniques d'élevage, etc.

On peut considérer la quantité de feuilles mangée selon deux points de vue bien différents et chercher à déterminer soit une quantité totale réellement ingérée dans des conditions données, soit un indice de consommation.

1. Estimation de quantités totales ingérées

On mesure les quantités nécessaires à un Ver pour assurer normalement sa croissance en calculant la différence entre le poids de feuille distribuée et le poids de la litière pesée en sec et ramené en poids frais à l'aide d'un coefficient déterminé au préalable. On exprime les résultats séparément pour chaque stade soit en poids sec comme Kellner (1884) qui trouve 0,294 g au 4e âge et 1,769 g au 5e âge ; soit en poids frais, ce qui est plus fréquent pour des raisons pratiques (cueillette de la feuille).

Ainsi Dandolo (1813) est l'auteur le plus ancien dont les chiffres permettent une estimation globale. Pour 1 Ver, dans l'ensemble de la vie larvaire, la quantité ingérée serait de 13,33 g. Pitaro (1828) trouve seulement 11 à 12 g. D'après les données de Lambert (1891), on aurait un total moindre encore avec le détail de chiffres suivants, pour 2 races différentes :

	Vers de Chine	Vers des Cévennes
1er âge	0,060 g	0,047 g
2e —	0,139 g	0,119 g
3e —	0,300 g	0,438 g
4e —	1,039 g	1,542 g
5e —	8,639 g	11,431 g
Total	10,177 g	13,577 g

D'après les travaux japonais de l'Impérial Sericultural Institute (1910), on aboutirait aux chiffres suivants :

1er âge	0,014 g
2e —	0,054 g
3e —	0,250 g
4e —	1,082 g
5e —	6,924 g
Total	8,324 g

ce qui paraît faible, surtout au dernier âge.

D'après les données d'Hiratsuka (1920), on aurait des chiffres un peu plus élevés dans l'ensemble et dont le total approcherait celui de Dandolo.

1er âge	0,015 g	
2e —	0,069 g	
3e —	0,360 g	
4e —	1,727 g	
5e —	10,842 g	9,863 pour les mâles, 11,822 pour les femelles
Total	13,013 g	

On note à cette occasion qu'au moins au dernier âge et en valeur absolue, les femelles consomment plus que les mâles.

Très récemment, Malucelli (1953) donne après bien d'autres auteurs et par les mêmes procédés une estimation de la consommation au cours des trois derniers âges. Si l'on calcule d'après ses résultats les quantités ingérées par un individu, on trouve :

3e âge : 284 mg, 4e âge : 1 466 mg, 5e âge, 13 034 mg, ce qui porterait à 15 g environ la consommation totale pendant la vie larvaire.

Ces évaluations successives des quantités ingérées ont un certain intérêt pratique mais elles ne permettent ni les comparaisons avec d'autres insectes, puisque les durées de développement peuvent être très différentes, les poids des animaux considérés également, ni même celles entre Vers à Soie ou entre races de Vers pour les mêmes raisons.

C'est pourquoi, on a cherché à définir des *indices de consommation*, dont la valeur pourrait être générale.

2. Recherche d'un indice de consommation

Ainsi Lafon (1951) propose d'exprimer la consommation alimentaire en milligrammes secs, pour 30 jours et pour 1 g sec d'insecte (poids final).

Nous critiquons dès maintenant cette définition pour les raisons suivantes :

durée : la durée de 30 jours nous paraît sans base biologique, étant donné qu'un insecte présente très rarement pendant 30 jours consécutifs

une consommation alimentaire de grandeur constante. Il serait plus logique de rapporter la consommation à 1 jour ;

qualité de l'aliment : elle n'est pas précisée ;

poids final : nous ne voyons pas de raison logique de rapporter la consommation au poids final de l'animal ; pour les insectes qui croissent très vite et mangent beaucoup, le rapport au poids initial conduit à une information plus complète, surtout dans le cas d'une étude de comportement ;

poids sec : exprimer les quantités mesurées en poids sec revient à considérer l'eau comme sans importance, alors qu'on sait l'influence de la teneur en eau de l'aliment sur la digestion ; d'autre part, dans une étude de comportement, les considérations en poids secs n'ont aucun intérêt, ce qui compte, ce sont les quantités *réellement ingérées*, c'est-à-dire eau comprise ;

temps de mesure : quelle que soit la durée à laquelle on décidera de rapporter les consommations, il importe de dire sur quelle durée a porté la mesure de la consommation.

Pour nous, l'indice de consommation alimentaire (Qt) sera la quantité totale ingérée en une journée, exprimée en mg frais ou sec et rapportée à 1 g frais ou sec d'Insecte ; le poids considéré étant le poids initial.

Ces indications sommaires seront reprises au cours de notre travail, sur des données expérimentales.

II. — LE TRANSIT ALIMENTAIRE

La durée du transit intestinal a été étudiée par divers auteurs.

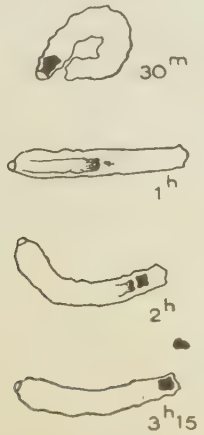
Pigorini (1915) l'un des premiers a donné des renseignements précis sur la vitesse de la fonction intestinale en se servant des techniques à la poudre de lycopode ou aux grains d'amidon. En fait, cet auteur cherchait essentiellement un test de vigueur et de santé pour les Vers et avait conclu de ses expériences que la durée de la permanence des aliments dans le tube digestif était très longue (jusqu'à plusieurs jours), en particulier lorsque les chenilles étaient malades. A cette occasion, remarquons qu'il faut préciser ce qu'on entend par durée de transit alimentaire : soit le temps qui sépare l'ingestion du premier excreta correspondant, soit le temps qui sépare l'ingestion du dernier excreta concernant l'aliment considéré. En effet, un bol alimentaire ingéré en quelques minutes peut être excrété en un temps beaucoup plus long. Les études de cet ordre réalisées sur le Ver à Soie montrent bien que ce phénomène se produit chez ce dernier ; il est probable qu'il en est de même chez d'autres insectes. C'est ce qui explique que selon les auteurs et les techniques utilisées, les durées de transit

peuvent avoir été notées comme assez différentes, sans que ces résultats soient contradictoires.

D'après les données de PIGORINI, la durée minimum du transit serait de 3 à 4 h au 4e âge comme au 5e dans la zone de température de 20 à 23°C.

ACQUA (1915), par la méthode aux grains d'amidon, signale un temps de transit de 1 à 2 1/2 h pour des Vers sains, et confirme l'idée de PIGORINI en ce qui concerne les rapports entre robustesse des Vers et vitesse de transit.

LOMBARDI (1918) par les méthodes à l'amidon, au lycopode et à la coloration à la fuchsine, confirme le temps de 2 à 3 h mais ajoute qu'on peut trouver dans le tube digestif des restes 6 à 10 h après l'ingestion. Cet auteur note par ailleurs qu'il ne semble pas y avoir de grandes variations selon les âges.



GRAPHIQUE 4. — Durée du transit alimentaire. — Schémas des radios successives : 30 mn, 1 h, 2 h, 3 h 15 après l'ingestion d'un repas baryté.

SHINODA (1931) trouve également un temps de 2 à 3 h. ITAYA (1936) pense qu'un temps de 4 à 5 h est nécessaire aux feuilles de Mûrier pour traverser l'intestin du Ver.

Nous avons voulu vérifier nous-mêmes ces diverses estimations, par la méthode radiographique, grâce à l'aide de M. ABGRALL [1]. Nous utilisions la méthode suivante (cf. graphique n° 4) :

Un Ver à Soie du 4e âge était placé sur feuille de Mûrier barytée pendant un temps de repas observé de 15 minutes. Puis ce Ver est placé sur une autre feuille non barytée pour un temps de repas de 15 minutes également. La première radio est prise aussitôt après.

(1) Radiographe à Saint-Hilaire-du-Touvet.

1re radio : soit 30 minutes après le début du repas baryté. On aperçoit le bol alimentaire opaque à la partie antérieure du tube digestif.

2e radio : une heure après le début de l'expérience. L'aliment opacifié donne une image allongée et ténue.

3e radio : Deux heures après le début. L'excrément sec est formé, nettement visible à l'extrémité inférieure du tube digestif.

4e radio : 2 h 15 après le début. La première crotte barytée vient d'être expulsée ; une seconde est formée prête à sortir. Temps du transit = 2 h 10 pour l'échantillon de Ver en observation.

En résumé, nous confirmons la durée de 2 à 3 h en ce qui concerne *la durée minimum* de transit.

Mais nous insisterons sur les faits suivants dont l'incidence sur le déterminisme de la prise de nourriture sera évoquée plus loin.

1° Une partie des aliments ingérés peut être retenue plus longtemps que le reste ;

2° de toute façon, la durée de transit de l'ensemble du bol alimentaire peut subir des variations, qui sont d'autant plus sensibles que la durée normale du transit est précisément très courte.

III. — L'EXCRÉTION

L'étude quantitative de l'excrétion a été aussi négligée chez le Ver à Soie que celle de l'ingestion.

Les chiffres de PELIGOT ne permettent pas de conclusions précises. Les quantités excrétées varient, selon les expériences, et représentent de 50 à 70 p. 100 des quantités ingérées.

Les chiffres de LAMBERT sont inutilisables parce que trop faibles de toute évidence. Ce ne sont ni des poids secs, ni des poids frais, puisque les excreta étaient récoltés toutes les 24 h et pesés à cette occasion. Le fait pour les chenilles d'avoir des excreta solides ne veut pourtant pas dire que ceux-ci sont secs.

Les chiffres de l'Imperial Sericultural Institute qui expriment des poids secs sont donnés au tableau ci-dessous :

Poids ingérés et excrétés exprimés en milligrammes secs par Ver :

Age	Poids ingéré	Poids excrété
1	3,0	1,5
2	13,2	5,9
3	65,4	36,9
4	294,7	189,7
5	1 903,6	1 528,1
Total	2 279,9	1 762,1

Les quantités excrétées correspondraient ainsi à 67 p. 100 environ

des quantités ingérées. Elles représentent pour un Ver et l'ensemble de la vie larvaire 1,53 g en poids sec.

L'étude quantitative de l'excrétion a d'ailleurs rarement été faite chez un Insecte. Chauvin (1946) grâce à son coprographe a suivi l'excrétion et établi sur quelques Orthoptères une courbe du *nombre des excréta* émis, en fonction du temps. On pourrait par le même procédé établir des données pondérales en poids secs, mais pas en poids frais. Ce serait une fois de plus, négliger le facteur eau, qui a cependant au moins autant d'importance que n'importe quel autre constituant chimique.

Grâce à notre méthode d'étude de la prise de nourriture, nous avons noté dans toutes nos expériences les quantités réelles excrétées (en poids frais), et le moment de ces excrétions.

Dans le cas du repas séricicole normal, on observe que les quantités excrétées ne semblent pas varier en relation directe avec les quantités mangées, même si l'on tient compte du décalage dans le temps correspondant à la durée du transit alimentaire (cf. tableau de données numériques nº 4 et graph. nº 1).

De toutes façons, la répartition dans le temps des excrétions est assez régulière, le temps qui sépare deux excrétions est de l'ordre de 1 h à 1,30 h. Un individu qui ne mange pas (Ex. : Ver 28) continue d'excréter, dans des limites données évidemment. Son poids baisse.

Ces notions élémentaires seront développées dans notre IIe partie, en même temps que l'étude des variations de la prise de nourriture dont elles ne peuvent être dissociées.

Enfin, comme pour la consommation, nous proposons de définir un *indice d'excrétion* permettant les comparaisons, à savoir : quantité excrétée, exprimée en mg frais par g frais d'insecte (poids initial) et rapportée à une période de temps convenable (à préciser selon les expériences).

Cette évaluation de la capacité d'assimilation consiste à rapporter la quantité d'aliment retenue (poids ingéré — poids excrété) à la quantité ingérée.

$$\text{C. U. D.} = \frac{\text{P. ingéré} - \text{P. excrété}}{\text{P. ingéré}}$$

Sur le Ver à Soie, on peut d'après les mesures anciennes se faire une idée de l'ordre de grandeur de ce coefficient.

D'après les données de Peligot (1853), on trouverait 0,32 pour l'ensemble des 3 premiers âges et 0,27 au dernier âge ; une autre expérience du même auteur conduirait à des nombres variant avec les âges successifs : 0,51 — 0,45 — 0,32 — 0,28 — 0,37. Cette évolution correspondrait, quelle que soit la valeur absolue à accorder à ces chiffres, à celle notée par Evans (1939) chez *Phalera bucephala*, c'est-à-dire dénote une chute pendant les premiers âges, puis une stabilisation.

D'après KELLNER (1884), on trouverait 0,41 au 4e âge et 0,32 au 5e âge. D'après les données de I. S. A. (1910) on peut calculer pour les âges successifs les coefficients suivants : 0,50 — 0,55 — 0,43 — 0,35 — 0,30.

La variabilité de ces chiffres montre bien leur imprécision. Celle-ci est due aux méthodes de travail qui ne tenaient pas compte de nombreux facteurs, et ne comportaient pas de répétitions.

Ces diverses estimations ont été calculées sur des données en poids secs ; il serait très utile de connaître les nouvelles estimations en partant des poids frais, afin de préciser l'influence du métabolisme de l'eau sur le coefficient d'utilisation digestive et pouvoir comparer les résultats obtenus chez d'autres insectes à ce sujet.

Les données anciennes ne permettent aucun calcul de cet ordre, même approché.

Signalons enfin que l'erreur systématique que nous faisons par l'emploi de notre méthode de détermination de la prise de nourriture, ne modifie pas la valeur du C. U. D. de façon importante.

IV. — LE RENDEMENT DE CROISSANCE R. C.

Le « rendement de croissance » brut est le rapport entre la quantité de nourriture assimilée et le gain de poids. On fait généralement porter les calculs sur les poids secs.

Quelques expériences détaillées rapportées par PELIGOT (1853) nous permettent une première approximation :

1er cas portant sur 4 jours : R. C. = 0,69

2e cas portant sur 6 jours : R. C. = 0,62

Ces chiffres sont de l'ordre de grandeur trouvé pour d'autres chenilles phythophages :

Malacosoma neustria : R. C. = 0,41

Aglais urticae : R. C. = 0,62

L'expression du rendement de croissance en poids secs outre le défaut de ne pas tenir compte du métabolisme de l'eau a celui de nécessiter un calcul approché du poids sec initial de l'animal par analogie avec des animaux témoins ; par suite les données individuelles sont automatiquement entachées d'erreurs.

Ce rendement de croissance « $\frac{\text{gain de poids}}{\text{matière retenue}}$ correspond à « l'indice de consommation » des zootechniciens.

L'erreur systématique inhérente à notre méthode de mesure de la prise de nourriture a un effet très sensible sur l'estimation du rendement de croissance. Dans ces conditions, lorsqu'on recherchera des valeurs absolues de cette caractéristique, les données numériques expérimentales devront subir les corrections nécessaires.

DEUXIÈME PARTIE

LA PRISE DE NOURRITURE, PHÉNOMÈNE CONTINGENT

On a souvent dit, comme suite à des observations effectuées essentiellement sur des Vertébrés supérieurs, qu'il existait une régulation du comportement alimentaire et que les animaux avaient « la possibilité de régler spontanément la qualité et la quantité de leurs ingestats en fonction de leurs besoins nutritifs » (Le Magnen, 1951). En fait, une telle régulation, même si l'on ne considère que son aspect quantitatif, ne nous paraît, chez les Insectes, ni certaine, ni automatique. Nous pensons au contraire qu'elle est généralement imparfaite. C'est l'ensemble des fonctions de l'organisme et pas seulement celle de nutrition qui subit le contre-coup d'une variation des conditions et par suite des besoins. Un être vivant peut très bien subsister et se développer avec une alimentation quantitativement ou qualitativement anormale ; mais cela implique une adaptation d'ensemble de l'individu. L'ingestion n'entre que pour une part dans cette adaptation ; sa régulation ne fait qu'assurer un minimum et non une nutrition optimale ou seulement normale.

Nous nous attacherons à démontrer chez le Ver à Soie qu'il y a variation du comportement, ce qui constitue un premier point. Que ces variations soient exactement adaptées ou non à celles du milieu (interne et externe) imposé à l'animal est un deuxième problème ; il sera indirectement abordé dans la III^e^ Partie de notre travail.

Les modifications que subit la prise de nourriture chez le Ver à Soie dépendent de nombreux facteurs. Nous ne les étudierons pas systématiquement. Nous avons choisi parmi eux ceux qui ont donné lieu à des expériences présentant un intérêt particulier. Nous envisagerons d'abord l'étude de quelques facteurs d'ordre interne (état de nutrition, âge, sexe), d'une part parce qu'ils sont très importants, d'autre part parce que leur connaissance permettra d'aborder ultérieurement l'expérimentation de facteurs d'ordre externe (température, modalités de distribution de la nourriture, qualité de la nourriture).

Chapitre IV

L'ÉTAT DE NUTRITION

On peut penser — et nous le montrerons — que la prise de nourriture est influencée par l'état général de l'organisme, mais plus particulièrement par celui du tube digestif. L'appétence du Ver pour sa nourriture doit dépendre directement et pour une large part de l'écart de temps qui

sépare le repas considéré du précédent, c'est-à-dire de l'état de réplétion du tube digestif.

Dans les conditions sériciccoles normales, qui comportent une distribution discontinue de nourriture sous forme de repas, les Vers sont au début d'un repas dans un état de jeûne relatif qui peut être chiffré par le temps qui sépare ce repas du repas précédent.

On peut se demander si un allongement de ce temps (par suppression d'un ou plusieurs repas) pouvait influer sur la quantité ingérée à l'occasion du premier repas suivant. Aucune expérience n'avait été faite à ce sujet chez le Ver à Soie.

I. — MISE EN ÉVIDENCE DES VARIATIONS DE L'INGESTION. SES CONSÉQUENCES.

Après une série d'essais préliminaires, nous avons organisé l'expérience suivante : nous avons considéré 15 Vers à qui nous avons distribué un repas normal sans jeûne préalable. Nous avons mesuré pour chacun d'eux les quantités mangées. Puis ces Vers ont reçu de nouveau un repas normal et ont été mis à jeûner pendant 5 repas. Le sixième repas a été distribué et étudié en détail. De cette façon les Vers expérimentés étaient leurs propres témoins et étaient au début de la deuxième expérience de poids très comparables à ce qu'ils étaient au début de la première

Le tableau II donne le détail des relevés.

Nous noterons les faits suivants. D'une part, l'examen des données moyennes comme celui des données individuelles montre que le jeûne a pour effet de diminuer le temps de latence : le Ver se précipite sur la feuille de Mûrier ; l'amplitude est augmentée : le Ver mange au maximum dès le premier quart d'heure. D'autre part, la quantité totale de feuille mangée au cours du repas est plus importante que celle correspondant à un repas normal non précédé de jeûne.

En moyenne, les Vers expérimentés ont été capables de manger plus de 2 fois la quantité normale ; certaines chenilles ont ingéré plus de 5 fois cette quantité. *Les réactions individuelles* peuvent donc être très différentes. Si nous considérons des animaux de poids comparables (Vers 1, 5, 7, 8, 9, 12, 14) les rapports des quantités mangées entre repas avant jeûne et repas après jeûne varient de 1,8 à 7,1 en relation approximative avec l'importance du repas précédant le jeûne. Cependant, si parmi les Vers ci-dessus, nous ne considérons que ceux ayant ingéré un premier repas de valeur comparable (5, 7, 14 par exemple) les variations sont encore de l'ordre de 2 à 3, c'est-à-dire importantes.

Quelles que soient les modalités, il y a modification du *comportement* en ce qui concerne la prise de nourriture, selon l'état de jeûne dans lequel se trouvent les Vers.

Tableau II

Influence du jeûne sur la prise de nourriture (vers du IV^e âge). Poids exprimés en mg.

Numéro des vers		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Consommation	
1ère expér. sans jeune	Poids initial	427	339	485	345	439	320	409	454	409	394	382	418	481	406	305	Totale	Moyenne
	Quant. mangé	11	15	86	26	42	41	46	27	59	80	62	8	50	43	30	626	41.7
IIème Expérience avec jeune.	Poids initial	425	331	566	366	465	363	426	460	461	444	426	425	501	444	319		
	Quantités mangées au cours des 12 quarts d'heure successifs. 1	3	30	25	21	24	20	19	16	20	16	30	22	29	23	18	318	
	2	17	23	38	21	7	20	20	22	14	18	25	15	22	18	11	291	
	3	3	11	24	12	32	7	13	27	18	7	9	13	16	14	14	220	
	4	7	0	16	10	17	9	5	2	14	15	0	6	8	0	6	115	
	5	11	2	15	1	7	15	21	1	17	13	0	0	13	4	0	120	
	6	8	13	0	0	21	0	5	7	3	15	0	0	0	6	0	78	
	7	3	0	0	0	0	11	0	11	0	9	0	0	0	4	0	38	
	8	3	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	11	2	19	
	9	8	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	6	18	
	10	2	0	0	2	0	0	6	0	0	0	3	0	1	4	2	20	
	11	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	5	
	12	0	0	9	6	0	0	5	0	10	0	10	0	2	0	0	42	
	TOTAL	65	79	127	73	108	82	95	87	105	95	77	57	91	84	59	1284	85.6
Rapport des quantités mangées dans les 2 expériences.		5.9	5.3	1.5	2.7	2.6	2.0	2.0	3.2	1.8	1.2	1.2	7.1	1.8	2.0	2.0		

On peut dire également que le Ver à Soie a *faim*, puisque plusieurs critères objectifs classiques de cette perception sont remplis. Non seulement la quantité ingérée devient très élevée, mais la rapidité d'ingestion est augmentée ainsi que le temps relatif passé à l'ingestion. Nous avons constaté par ailleurs que la recherche de la nourriture est dans ces conditions beaucoup plus active.

Ces divers résultats nous permettent d'expliquer *en partie* l'expérience suivante : si, au lieu de distribuer 4 repas par jour aux Vers en élevage, nous ne distribuons plus que 2 repas, nous mettons les Vers dans un état de jeûne relatif anormal. Ceux-ci ne croissent pas deux fois moins en poids, à condition que d'autres phénomènes n'interviennent pas. Ainsi au dernier âge, dont la durée, comme nous le verrons plus loin ne dépend pas du nombre de repas distribué, le gain de poids moyen journalier établi sur 6 jours est de 609 mg pour les Vers qui reçoivent 4 repas, et 389 mg pour ceux qui n'en reçoivent que 2, c'est-à-dire beaucoup plus de la moitié.

Si l'on provoque une sous-alimentation quantitative en diminuant le nombre de repas journalier, on ne diminue pas dans la même proportion la quantité totale ingérée par jour, car la prise de nourriture à chaque repas est augmentée. Autrement dit, la sous-alimentation est nettement moindre que celle qui pouvait être escomptée.

D'autre part, il est possible que le repas qu'il soit rapide ou lent provoque, en gros, la même dépense énergétique de l'animal qui s'agite. Par conséquent ce dernier prélève sur sa ration pour couvrir cette dépense une fraction d'autant plus importante que le nombre de ses repas est plus élevé. Il serait matériellement difficile de vérifier cette hypothèse sur le Ver à Soie ; mais elle l'a été pour de plus gros animaux, chez le Porc en particulier, pour lequel un petit nombre de repas important est précisément avantageux du point de vue économique (février 1947, 1949). Encore faut-il que le volume des voies digestives de l'espèce considérée permette cette ingestion anormale. Le Ver à Soie, chez qui nous trouvons un phénomène de cet ordre, est rapidement limité dans cette voie. Ainsi des animaux privés de 5 repas successifs ne sont en général pas capables d'ingérer un repas supérieur à la valeur de 2 ou 3 repas normaux. Des animaux recevant 2 repas par jour au lieu de 4 présentent des gains de poids qui dépassent rarement les 2/3 de ceux enregistrés chez les chenilles témoins. C'est la croissance qui en pâtit. La régulation observée est donc incomplète.

Par ailleurs, l'expérience inverse qui consiste à distribuer 6 repas journaliers au lieu de 4, prouve de façon plus nette encore que les Vers mangent beaucoup moins à chaque repas lorsqu'ils en reçoivent 6 que lorsqu'ils en reçoivent 4. Ici encore il y a modification du comportement, en relation cette fois avec la satiété.

TABLEAU III

Variations de la consommation et de l'excrétion selon le jeûne préalable.

Nombre d'heures de jeûne	Indice de consommation Qt	Écart type σ Qt	Consommation du 1er 1/4 d'heure en % du total	Total excrété	Test t	Point 5 %
12	231,80	20,6	31,5 %	67	2,12	2,04
24	249,55	24,9	37,4	58	1,93	—
36	269,74	30,5	41,6	42	2,03	—
48	248,04	26,2	40,4	40	3,00	—
60	220,14	25,9	41,8	12	1,27	2,05
72	232,50	29,1	41,4	5	2,21	
84	207,40	32,1	41,3	12		

Une suralimentation basée sur la multiplication des repas serait à peu près illusoire.

Enfin, les expériences qui comportent des alternatives de jeûne et d'alimentation et qui donnent d'ailleurs des résultats difficiles à interpréter, devront évidemment tenir compte des expériences que nous venons d'exposer.

L'ensemble des données ne préjugent en rien de ce qui se passe au point de vue croissance et rendement de croissance, car d'autres facteurs peuvent entrer en jeu : ainsi au 1er âge, les Vers soumis à 2 repas par jour perdent beaucoup de poids entre les repas pour des raisons diverses : impossibilité d'emmagasiner proportionnellement beaucoup de nourriture, manque de réserves, dessiccation très rapide...

En ce qui concerne le coefficient d'utilisation digestive, le jeûne préalable fait prendre à cette caractéristique une valeur apparente plus *élevée* que normale.

Exemple : (moyennes établies sur 30 Vers)

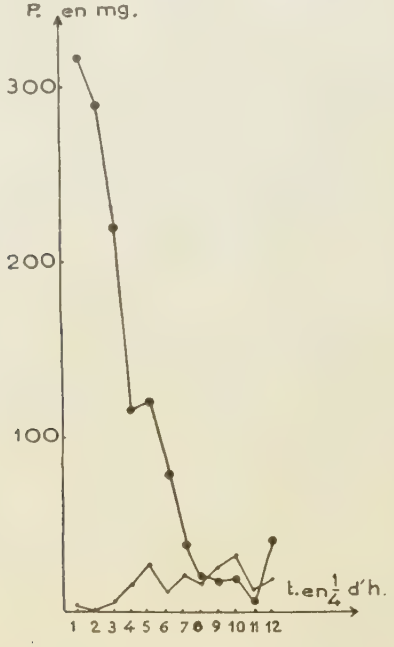
Exp. I sans jeûne, repas séricicole	C. U. D	= 0,51
Exp. II avec jeûne, repas séricicole	—	= 0,86
Exp. I sans jeûne, alimentation continue	—	= 0,65
Exp. II avec jeûne, alimentation continue	—	= 0,85

Cette élévation de la valeur du C. U. D. s'explique assez bien puisque les Vers qui jeûnent continuent d'excréter et vident leur tube digestif de façon d'autant plus complète que le jeûne dure plus longtemps, alors que normalement le tube digestif n'est jamais vide de nourriture sauf à la mue nymphale, et dans une moindre mesure aux mues larvaires.

Par suite lors de la première prise de nourriture qui suit le jeûne, il y a d'abord remplissage du tube digestif et la première excrétion est décalée d'autant (comparer le graphique 5 au graphique 1). Ainsi le C. U. D. aurait une valeur *artificiellement* forte. Mais cette explication mécanique n'est probablement pas la seule : il est très possible qu'un Ver ayant jeûné et ayant des besoins métaboliques urgents utilise mieux

la nourriture qu'un Ver normal. Nous verrons qu'une variation du C. U. D. n'est nullement impossible en fonction d'autres facteurs.

En résumé, l'état de jeûne ou de satiété influe de façon indiscutable sur la prise de nourriture. Il serait prématuré de chercher le mécanisme mis en jeu, d'autant plus que l'ingestion sous forme de repas, ne constitue pas le comportement naturel du Ver ; des expériences décrites plus loin nous apporteront une information complémentaire à ce sujet.



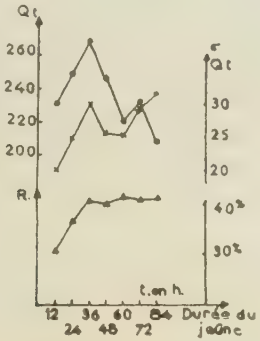
GRAPHIQUE 5. — Courbe de rassasiement dans le cas d'un jeûne préalable. — Comparer les variations des quantités ingérées (-●-) et excrétées (- ●-) au cours du repas (durée 3 h) à celles indiquées au graphique 1 dans le cas d'un repas sériciole normal.

Cependant nous ferons remarquer que la courbe de rassasiement établie pour un repas sériciole normal a une forme significative : la diminution régulière de la prise de nourriture avec l'ingestion prouve qu'il s'agit très probablement *d'un phénomène de réplétion* ; quand le tube digestif est plein, le Ver s'arrête de manger. L'arrêt de la prise de nourriture s'expliquerait assez facilement. Il n'en est pas de même pour la reprise de l'activité alimentaire. Nous verrons ultérieurement l'hypothèse explicative que suggèrent nos résultats.

II. — RECHERCHE DES RELATIONS ENTRE L'IMPORTANCE DU JEUNE ET CELLE DE L'INGESTION

Au lieu de comparer le comportement alimentaire des Vers normaux et de Vers amenés à un état de jeûne donné, il est possible d'étudier les modifications de ce comportement selon l'importance du jeûne imposé aux animaux.

En effet, la faim est considérée comme liée au besoin organique ; si ce besoin augmente, la faim doit corrélativement devenir plus aiguë : l'ingestion, et en particulier ses modalités quantitatives, peuvent alors varier de façon significative.



GRAPHIQUE 6. — Variations de la consommation selon la durée du jeûne préalable au repas.
● indice de consommation : Qt.
× écart type de cet indice : σQt.
Δ rapport $R = \frac{\text{Q. ingérée pendant le 1er 1/4 d'h.}}{\text{Q. totale ingérée pendant le repas.}}$

Aussi avons-nous organisé les expériences suivantes : une population aussi homogène que possible de Vers au 4e âge a été mise à jeûner à 22° ; toutes les 12 heures à partir de ce moment, 15 Vers ont été prélevés au hasard et mis en présence de feuille fraîche ; leur ingestion a été étudiée par notre méthode habituelle, durant deux heures. Les effets d'un jeûne variant de 12 heures à 84 heures ont pu ainsi être étudiés au cours de 7 séries expérimentales, espacées de 12 heures en 12 heures.

Les données numériques sont présentées au tableau n° 5 et illustrées par le graphique 6.

Nous remarquerons qu'au début du jeûne la quantité totale ingérée augmente proportionnellement au jeûne subi. Aussi l'indice moyen de consommation, établi sur 15 individus, atteint 269 mg pour 30 heures de jeûne alors qu'il n'est que de 249 mg à 24 heures et 231 mg à 12 heures. Cette augmentation de la consommation s'accompagne d'un phénomène important : la quantité ingérée pendant le premier quart d'heure du

repas augmente avec le jeûne ; aussi la proportion ingérée pendant cette période par rapport à la quantité totale, correspondant à l'ensemble du repas, atteint 41 p. 100 à 36 heures de jeûne, alors qu'elle n'était que de 31 p. 100 à 12 heures de jeûne et de l'ordre de 20 à 25 p. 100 au maximum sans jeûne préalable (cf. tableau III).

Au-delà de 36 heures de jeûne, les phénomènes se présentent de façon très différente. D'une part la consommation diminue progressivement avec l'intensité du jeûne ; d'autre part, la proportion de nourriture ingérée pendant le premier quart d'heure reste constante et de l'ordre de 41 p. 100.

Ainsi dans une première phase, jusqu'à 36 heures de jeûne (cf. graphique 6), les animaux réagissent de façon à satisfaire au mieux le besoin qui augmente ; ils ne peuvent le faire efficacement au cours d'un repas, parce qu'ils sont limités par la contenance de leur tube digestif. Mais un fait est certain, plus la faim est forte, plus l'activité alimentaire est intense pendant le premier quart d'heure. Un critère effectif de la faim, qui nous paraît donc intéressant est le rapport : quantité ingérée pendant le 1er quart d'heure/quantité totale ingérée au cours du repas. Ce critère a l'avantage d'être indépendant de cette quantité totale.

Dans une deuxième phase, c'est-à-dire pour plus de 36 heures de jeûne, la faim ne semble pas pouvoir dépasser le niveau atteint à ce point critique, bien que le besoin doit continuer d'augmenter. De plus les modifications physiologiques qu'entraîne un jeûne prolongé font qu'en définitive l'ingestion diminue progressivement avec l'intensité de celui-ci.

En ce qui concerne la variabilité des réactions individuelles, notées au cours de ces expériences, nous observons également deux phases (cf. tableau III) : dans la première la variabilité de l'indice de consommation augmente en même temps que la grandeur de celle-ci ; dans la deuxième phase la variabilité diminue au début, puis s'élève à nouveau pour atteindre un maximum lorsque la mortalité commence par suite du jeûne.

De plus, les différences successives que l'on note entre les consommations moyennes de chaque série sont à peine significatives (cf. tableau III). Les intervalles de 12 heures entre chaque expérience sont un peu faibles, eu égard à la variabilité individuelle. Les différences entre séries séparées de 24 heures seraient nettement significatives.

Enfin, au cours des expériences ci-dessus, nous avons mesuré l'excrétion (cf. tableau III) et avons observé qu'elle se réduisait rapidement pour la majorité des Vers, pratiquement après 48 heures de jeûne, le tube digestif du Ver est vide ; la chenille peut alors manger plusieurs heures sans excréter ; il y a simplement remplissage.

En résumé la consommation n'est proportionnelle au besoin que

dans certaines limites. Ces limites sont fixées par l'ensemble des autres caractéristiques physiologiques de l'animal (résistance au jeûne, nature et utilisation des réserves). De plus quelle que soit la sévérité du jeûne préalable, la chenille ne peut, à l'occasion d'un repas, ingérer plus d'une certaine quantité, ce qui limite rapidement l'efficacité de la régulation correspondante.

III. — CONCLUSIONS

En conclusion, le déterminisme de la prise de nourriture, en ce qui concerne son aspect quantitatif, est en relation plus directe avec l'état de réplétion ou de vacuité du tube digestif qu'avec le besoin organique.

Tant que le jeûne imposé ne conduit pas à la vacuité complète du tube digestif et que l'animal n'est pas amené à utiliser ses réserves, c'est le mécanisme normal qui règle la prise de nourriture. Lorsque le jeûne a été plus sévère et que le métabolisme du Ver a été profondément transformé, d'autres mécanismes entrent en jeu. La prise de nourriture n'est pas aussi forte qu'on pourrait s'y attendre. En définitive cette observation rejoint un phénomène bien connu chez les Vertébrés : l'affaiblissement général de l'organisme est accompagné d'une diminution de l'appétit.

Si d'autre part la prise de nourriture est, dans certaines conditions, sous la dépendance du métabolisme général, nous devons nous attendre à ce que l'âge de l'animal [1] soit un des facteurs déterminants dans la régulation de ce comportement.

Chapitre V

L'AGE

La croissance pondérale rapide du Ver à Soie s'accompagne d'une augmentation de volume considérable de celui-ci, et en particulier de son tube digestif. D'un point de vue strictement mécanique, nous devons donc nous attendre à des variations importantes de la prise de nourriture, en relation avec l'évolution de la chenille. Cependant les phénomènes ne sont pas aussi simples.

En effet, l'âge d'un Ver agit doublement sur la prise de nourriture. La position d'un individu par rapport à l'ensemble de la vie larvaire a en quelque sorte deux coordonnées : position à l'intérieur de l'intermue et position de celui-ci par rapport aux autres. On peut donc considérer les variations globales d'un intermue à l'autre et celles plus fines à l'intérieur d'un intermue.

[1] Commenge et coll. (1947 à 1950) nous ont précisément donné au cours d'une série de recherches, un aperçu de l'importance, au cours du développement du Ver, des variations de son métabolisme.

I. — VARIATIONS A L'INTÉRIEUR D'UN INTERMUE

A. — Mise en évidence du phénomène

Les anciens « bacologues », en se donnant pour but de déterminer avec précision la quantité de nourriture nécessaire à tous les moments de la vie du Ver, sont arrivés à des résultats qui suggèrent implicitement ces variations, mais que ces auteurs n'ont pas cherché à interpréter.

Données anciennes

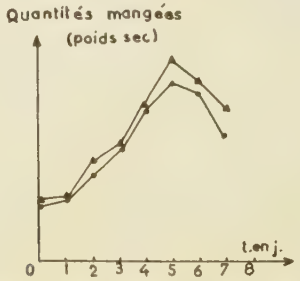
Pitaro (1828), l'un des premiers, publie le détail des quantités de feuilles distribuées à ses Vers à Soie et donne en même temps une idée des variations qu'on peut s'attendre à trouver au cours d'un âge pour la prise de nourriture. Ainsi au 4° âge, cet auteur a distribué :

le 1er jour	5 457 mg	le 5e jour	5 556 mg
le 2e —	5 617 —	le 6e —	1 605 —
le 3e —	8 346 —	le 7e —	160 —
le 4e —	11 556 —		

Lambert (1891) donne également des chiffres significatifs à ce sujet ; ainsi au 3e âge et pour un Ver, la feuille fraîche mangée évolue d'après cet auteur de la façon suivante :

	Vers de Chine	Vers des Cévennes
	—	—
1er jour	5,97	4,93
2e —	10,76	11,19
3e —	8,74	15,73
4e —	4,58	11,93

Kitazawa (1930) dans une étude portant sur le dernier âge confirme



Graphique 7. — Variations des quantités mangées au cours du dernier âge. Comparaison entre mâles (●) et femelles (Δ) (d'après Kitazawa, 1930).

cette évolution. Le graphique que nous avons construit d'après les chiffres de cet auteur montre les variations parallèles de la prise de nourriture chez les chenilles mâles et femelles (cf. graph. n° 7).

Essais personnels

Nous avons organisé une expérimentation détaillée au 4e âge sur 15 Vers, dont 5 seulement, en raison des difficultés expérimentales, ont donné des résultats utilisables en ce qui concerne le sujet traité ici.

Nous avons suivi individuellement la prise de nourriture par notre méthode habituelle, à chaque repas pendant toute la durée de l'intermue. Nous faisions durer le repas 1 heure (c'est-à-dire un minimum pour des raisons matérielles) (1). Pendant ce repas de la feuille fraîche était constamment à la disposition des chenilles. Entre les repas, par contre, toute feuille fraîche ou sèche était enlevée, pour éviter toute prise de nourriture, si faible soit-elle, et les individus expérimentés étaient conservés dans des boîtes séparées, où les excreta étaient récupérés avant le début du repas suivant. Les relevés sont indiqués dans les tableaux n° 6 et 7 et résumés au tableau IV.

TABLEAU IV

Variations de la consommation pour chaque jour du IV^e intermue.

(Moyennes journalières en mg frais par g frais d'insecte. Poids initial).
Données individuelles.

N° du jour	Numéro du ver :				
	4	5	6	15	1
1	114.5	135.0	108.5	66.2	76.2
2	156.0	161.0	156.7	148.5	160.7
3	160.7	175.5	162.5	156.7	149.0
4	145.7	135.5	129.2	168.7	153.5
5	126.7	116.5	116.7	149.2	156.7
6	111.7	111.0	86.2	129.2	130.2
7	42.7	66.2	52.7	99.0	89.5
8				69.2	

1. La prise de nourriture, en valeur absolue, augmente progressivement au cours de l'intermue ; cette augmentation se manifeste presque jusqu'à la fin de l'âge. Le matin du jour où les Vers tomberont en mue, le 1^er repas est encore le plus important ou l'un des plus importants de tout l'âge.

La chute a lieu dans les 3 ou 4 derniers repas en général ; chez certains individus (Ver n° 15, par exemple) elle commence beaucoup plus tôt, mais ce comportement est exceptionnel.

2. Toujours considérée en valeur absolue, la prise de nourriture augmente rapidement pendant les 3 premiers jours, puis plus lentement après. La période où la prise de nourriture croît rapidement correspond environ aux 12 premiers repas. Nous verrons plus loin que ce fait a une signification.

3. Au lieu d'établir la prise de nourriture en valeur absolue, on peut établir le rapport du poids ingéré au cours du repas au poids de l'animal au début de ce repas, rapport qui a quelquefois été employé sous le nom d' « indice de voracité ». L'évolution de la moyenne journalière de cet

(1) Cette légère sous-alimentation a eu pour effet de faire durer l'intermue étudié plus longtemps que dans nos élevages-standard. L'effet cumulatif des petits jeûnes successifs, imposés aux Vers du fait du protocole expérimental, est assez difficile à apprécier, en valeur absolue, mais il ne modifie certainement pas l'allure générale du phénomène étudié ici.

indice confirme clairement l'existence de 2 phases principales, la 1ère où l'indice croît, la 2e où il décroît. Une zone transitoire courte est caractérisée par une voracité maximum.

Les variations détaillées de cet indice considéré repas par repas indiquent que dans les conditions de la technique séricicole, le 1er repas du matin est toujours le plus important proportionnellement au poids de l'animal (cf. tableau V). Ceci est une conséquence du jeûne nocturne et confirme ce que nous avons vu à propos du jeûne expérimental.

TABLEAU V

Valeur relative du 1er repas du matin par rapport à l'ingestion journalière totale.

N° du ver	1	2	3	4	5
Total mangé aux 4 repas du IVème âge	1.193	1.312	1.241	1.221	1.143
Total des premiers repas du matin	379	394	393	365	316
Rapport $\frac{\text{1ers repas}}{\text{Total}}$	31.8	30.0	31.6	29.9	27.6

Le premier repas du matin représente 30 % environ de l'ingestion journalière au lieu de 25 % qui auraient pu correspondre au rythme de 4 repas.

Le premier repas après la mue est également très important. Le jeûne physiologique correspondant à la période de mue en est responsable. Le 2e repas après la mue est le plus faible de l'âge en valeur absolue et même très souvent en valeur relative. C'est en quelque sorte ce repas qu'on peut considérer comme « repas origine » de l'intermue.

Nous retiendrons de ces expériences qu'il y a bien une variation de la prise de nourriture au cours de l'intermue. Nous allons l'étudier avec quelques détails.

B. — Étude des caractéristiques classiques, liées à l'ingestion

Nous nous attacherons surtout à l'indice de consommation.

1. — La quantité totale ingérée

Définir un indice de consommation comme étant (LAFON, 1951) la quantité totale ingérée en mg frais ou sec, pour 30 jours et pour 1 g frais ou sec d'Insecte n'est pas satisfaisant ni suffisant. Nous allons voir pourquoi sur un exemple.

a) Si nous calculons l'indice en question en considérant la quantité totale ingérée pendant l'ensemble de l'intermue et en prenant comme

poids final de l'Insecte son poids à la fin de cet intermue, nous obtenons un nombre qui divisé par 7 et multiplié par 30 nous donne comme valeur pour l'indice : 14 985.

b) Si nous calculons le même coefficient en considérant la quantité totale ingérée pendant une journée et prenant comme poids final de l'Insecte son poids après cette journée d'alimentation (c'est-à-dire son poids avant le premier repas du lendemain), nous obtenons des valeurs beaucoup plus élevées : de 20 000 à 30 000.

c) Si nous calculons le même coefficient en considérant la quantité ingérée pendant 1 repas et prenant comme poids final de l'Insecte son poids après ce repas (c'est-à-dire son poids juste avant le repas suivant) nous obtenons des valeurs encore plus élevées.

Ces estimations d'un même indice sont très différentes :

— parce que le poids de nos animaux augmente constamment et rapidement, même au cours d'un seul intermue,

— parce que les chenilles d'une façon générale s'alimentent plusieurs fois par jour (4 fois pour le Ver à Soie et la technique d'élevage considérée).

D'une façon générale l'indice de consommation n'a de signification que si l'on précise la période de temps ayant servi de base à sa détermination expérimentale quelle que soit la période de temps à laquelle on rapporte ultérieurement par le calcul la valeur de l'indice.

Ainsi l'estimation (*a*) est de toute façon à rejeter, elle revient à employer un calcul arithmétique là où un calcul différentiel serait nécessaire.

L'estimation (*b*) est la plus logique, d'autant que nous considérons comme inutile et sans fondement de rapporter les valeurs à 30 jours. En conséquence, notre définition sera la suivante :

l'indice de consommation (*QI*) *est la quantité totale ingérée en 1 journée, exprimée en mg frais ou sec et rapportée à 1 g frais ou sec d'Insecte. Le poids considéré sera le poids initial*, ce qui est logique dans une étude où le comportement de l'animal est déterminant. Dans une étude plus spécialement orientée vers la nutrition, on pourrait utiliser le poids final, mais nous n'en voyons pas la nécessité.

L'estimation (*c*) n'a pas de valeur générale, mais son emploi est justifié quand on veut suivre l'évolution détaillée de l'indice, étant entendu qu'on s'intéresse aux *variations* de l'indice et non à ses vraies valeurs.

C'est cette estimation que nous utiliserons pour l'étude ci-dessous. Les tableaux donnent les variations par repas et par jour de la consommation pour 5 individus, pendant tout le 4^{e} âge (tableaux n^{o} 7 et IV).

On notera d'une part qu'il y a de toute évidence une variation.

D'autre part que l'évolution de cette consommation correspond à un cycle. Il n'y a pas une augmentation progressive ou une diminution progressive. Il y a une augmentation puis une diminution. Schématiquement on peut parler de 2 phases. Ces phases se superposent exactement aux phases d'alimentation obligatoire et facultative (1).

Cette évolution nous rappelle des résultats trouvés lors d'études de la croissance d'organes divers, où nous avions noté (LEGAY, 1950) des cycles d'intermues (2).

Le parallélisme au cours d'un intermue, entre les variations quantitatives de la prise de nourriture, la succession de phases qualitativement différentes au point de vue nutrition et déterminisme alimentaire des mues, et les phases de croissance ne paraît pas pouvoir être une coïncidence fortuite. Nous essaierons à la fin de notre travail de préciser les relations qui existent entre ces phénomènes.

2. — **Coefficient d'utilisation digestive et rendement de croissance.**

Les variations de ces deux caractéristiques n'ont pu être étudiées de façon suffisamment certaine. Ce n'était pas notre but et le dispositif expérimental ne permettait pas des estimations très correctes.

Cependant, pour une période donnée, nous sommes sûrs de la mesure de deux phénomènes :

— la quantité ingérée,

— l'accroissement de poids.

Quelles que soient les étapes de la nutrition, auxquelles le C. U. D. et le R. C. peuvent servir de caractéristiques élémentaires, on peut considérer un rendement de croissance global et simplifié, reliant directement la prise de nourriture à la croissance, à savoir un rapport de la forme $\frac{\Delta P}{Q}$ $\Delta P = P_2 - P_1$ (accroissement de poids entre les instants t_1 et t_2).

$Q = Q_1^2$ (quantité totale ingérée entre t_1 et t_2).

Comme ces remarques nous amènent de nouveau à envisager les relations entre la prise de nourriture et la croissance, nous reportons cette étude à la fin de notre III^e Partie.

CAS DES AUTRES AGES ET CAS PARTICULIER DU V^e AGE

Un certain nombre de mesures rapides faites pour les autres âges nous ont montré pour la prise de nourriture l'existence de cycles d'intermues ayant une allure comparable à celui mis en évidence au 4^e âge.

Cependant le 5^e âge semble bien présenter une irrégularité (baisse

(1) Rappelons que la période d'alimentation obligatoire est celle qui est indispensable à un déclenchement ultérieur de mue (BOUNHIOL, 1938-LEGAY, 1952).

(2) En particulier, la longueur des glandes mandibulaires augmente jusqu'au milieu de chaque âge, puis diminue jusqu'à la veille de la mue, si bien que la croissance s'effectue par bonds successifs.

momentanée de la consommation). Nous n'insisterions pas sur ce point si des études complètement indépendantes de croissance d'organes ne nous avaient pas révélé le même accident (1). Le dernier âge présente ainsi divers caractères spéciaux en relation soit avec le déclenchement de la métamorphose soit avec la sécrétion de la soie. Il serait évidemment très intéressant de préciser ces relations. Leur méconnaissance fait du dernier intermue une période assez particulière ; c'est une des raisons pour lesquelles nous avons fait porter nos recherches essentielles sur le 4e âge, stade que nous considérons comme le plus représentatif de la vie de la chenille.

II. — VARIATIONS AVEC LES INTERMUES SUCCESSIFS

Parmi les données anciennes, celles de l'I. S. I. (1910) aboutissent à chiffrer approximativement les variations d'un « indice de voracité » global défini comme étant le rapport de la quantité totale mangée pendant 1 âge au poids maximum atteint par le Ver pendant cet âge. On aurait :

Poids mangé	Poids du Ver	Indice de Voracité
—	—	—
0,014	0,005	2,8
0,054	0,027	2,0
0,250	0,128	1,9
1,082	0,569	1,9
6,924	2,566	2,7

La voracité du Ver maximum à la naissance, diminuerait assez rapidement pour se stabiliser au 4e âge et reprendrait brusquement au 5e âge. Cette explication de l'appétit au dernier âge chez les chenilles, que Lafon signale et interprète comme étant « une sorte de compensation préliminaire au jeûne nymphal » est à discuter en détail. Nous mettons en doute son existence.

En effet les déterminations qui ont conduit à cette opinion correspondent à notre estimation (*a*) (cf. p. 44). Il n'est pas étonnant que les valeurs calculées pour le 1er et le 5e âge soient surfaites, car ce sont précisément *les âges les plus longs*.

Comparaison entre IVe et Ve intermue

Les quantités mangées en mg frais par g frais d'Insecte ont été mesurées au cours d'expériences de même durée (5 h) dans deux séries de 15 Vers au 4e âge et deux séries de 15 Vers au 5e âge. Les résultats sont en résumé les suivants :

4e âge : I : 196,2 ; II : 191,7.

5e âge : I : 155,2 ; II : 221,3.

(1) Des recherches d'ordre biophysique ou biochimique apportent également leur appui à cette remarque. Ainsi le pH chute à ce moment (Demjanovski et coll., 1935).

Il ne semble pas y avoir de différences importantes, au moins entre les animaux du 4e âge et les mâles du 5e âge. Ce qui peut faire augmenter l'indice de consommation au dernier âge c'est celui des femelles dont nous verrons qu'il est plus élevé à ce moment. Si la consommation est légèrement plus importante au dernier âge, ce n'est pas en raison d'une soi-disant compensation préliminaire du jeûne nymphal (1), mais parce que les femelles ont à partir de ce moment un métabolisme nettement différent de celui des mâles ; l'accumulation de réserves dont elles sont le siège est évidemment en relation avec le développement des œufs.

Comparaison du IVe age avec les ages précédents

Cette comparaison est beaucoup plus difficile du point de vue technique, si l'on veut continuer à effectuer des mesures individuelles, comme nous l'avons toujours fait.

Une autre raison d'ordre physiologique augmente l'incertitude des résultats ; en effet, les Vers jeunes, nous l'avons vérifié au 2e âge, sont beaucoup plus sensibles à divers facteurs internes et externes, en particulier au jeûne. Ainsi, pour donner un exemple, l'indice de consommation peut varier de 45 à 223 c'est-à-dire être multiplié par 5, selon que les Vers étaient normaux ou avaient subi un jeûne *d'un repas* ; au 4e âge, pour voir l'indice de consommation doubler, il faut imposer un jeûne de 5 repas (cf. Chapitre IV).

Nous donnerons cependant à titre d'indication le résultat suivant : au 3e âge la consommation mesurée individuellement sur 15 Vers pendant une journée correspond à des indices dont la moyenne a été du même ordre de grandeur qu'au 4e âge.

Aux âges précédents, si l'on tient compte des données globales fournies par la bibliographie, il semble que la consommation soit d'autant plus forte que le Ver est plus jeune (cf. les chiffres de Dandolo).

Consommation absolue aux divers ages

Etant donné les estimations très diverses qui ont été faites de ces quantités, nous avons cherché, en comparant les résultats de nombreuses expériences faites à propos de prise de nourriture ou de croissance, à déterminer les quantités totales ingérées par 1 Ver au cours de chaque âge. Nous arrivons aux chiffres suivants :

Intermue	I	II	III	IV	V
Poids ingéré en mg	14	55	300	1 500	8 000

Malgré les réserves que nous devons faire à propos de tels chiffres,

(1) Nous avons montré (Legay, 1952) que malgré un jeûne très sévère au 5e âge, la vie nymphale se déroulait normalement et conduisait à des adultes plus petits, mais viables.

nous pouvons conclure qu'il faut environ 10 g de nourriture à 1 Ver à Soie pour se développer de la naissance (0,5 mg) à sa maturité (4 500 mg). Ces estimations obtenues par des procédés complètement différents de ceux des chercheurs japonais (cf. Chapitre III), sont cependant du même ordre que les leurs, si l'on tient compte qu'à cette époque les Vers mûrs n'atteignaient pas 2 600 mg. Il faut, en effet, rappeler qu'une estimation de la consommation totale d'un Ver pendant sa vie larvaire n'est valable que pour une race donnée et en particulier *pour un poids déterminé* à maturité. Beaucoup d'auteurs, même récents (Malucelli, 1953) négligent de rapporter les quantités ingérées au poids des animaux, ce qui rend illusoire, du point de vue biologique, les comparaisons entre races.

III. — CONCLUSIONS

Comme nous en avions émis l'hypothèse à la fin du précédent chapitre, la prise de nourriture varie avec l'âge du Ver. Au cours de l'intermue nous avons pu mettre en évidence de façon certaine l'influence directe de l'âge sur la valeur de l'indice de consommation.

Par ailleurs, il semble, tout au moins en ce qui concerne le comportement alimentaire, que les différences entre âges successifs soient relativement moins marquées que celles entre jours d'un même stade. De plus, étant donné l'importance de ces variations, la comparaison entre stades implique le choix, pour les séries expérimentales, d'animaux physiologiquement analogues. Cette difficulté n'est pas négligeable si l'on tient compte de la rapidité de développement des Vers.

Enfin, nous avons noté que les variations de l'ingestion selon le sexe devenaient nettement sensibles au 5^{e} âge et nécessitaient une interprétation particulière. Cependant, le sexe étant déterminé chez le Ver à Soie dès la naissance, la différenciation sexuelle peut avoir marqué le comportement alimentaire avant la 4^{e} mue. C'est ce problème que nous allons envisager maintenant.

Chapitre VI

LE SEXE

Les chenilles du dernier intermue présentent un ensemble de caractères anatomiques et physiologiques particuliers ; parmi ceux-ci il faut noter l'apparition de caractères sexuels secondaires (points d'Ishiwata, dimorphisme pondéral), témoins d'une différenciation plus marquée des mâles et des femelles. Or le sexe est chez les animaux un des facteurs de variations individuelles les plus évidents. Cependant en ce qui con-

cerne les fonctions communes aux deux sexes, telle la prise de nourriture, peu d'études ont cherché à isoler ce facteur.

Au sujet de la nutrition en général, nous avons des preuves indirectes que le métabolisme doit être assez différent pour les Insectes chez les mâles et chez les femelles. Ainsi le jeûne total n'a pas les mêmes effets selon les sexes. D'après CHAUVIN (1946), les mâles de Blattes sont beaucoup plus sensibles à l'inanition que les femelles et meurent plus tôt. LAFON (1951) observe que chez les mêmes Insectes, la consommation est moindre chez les mâles que chez les femelles à partir de la mue imaginale. Nos propres expériences de jeûne absolu chez le Ver à Soie indiquent que ce sont les chenilles femelles qui meurent en général les premières.

Chez le Ver à Soie, HIRATSUKA (1920) indiquait une consommation totale au 5e âge

— de 9,863 g pour les mâles,

— de 11,822 g pour les femelles.

KITAZAWA confirme le fait (1930) (cf. graph. nº 7), mais n'apporte pas de renseignements complémentaires. Ces auteurs donnent leurs chiffres en valeur absolue. Or on sait que les chenilles mâles sont au moins au dernier âge nettement plus légères que les chenilles femelles. Il était donc très possible, en rapportant les quantités mangées au poids initial des Vers, de ne pas trouver de différences selon les sexes.

Nous avons réalisé un certain nombre d'expériences à ce sujet dans des conditions diverses. Nous avons fait porter les recherches sur le 4e âge en premier lieu, supposant à priori que, s'il n'y avait pas de différence à cet âge, il n'y en aurait pas non plus aux âges précédents.

I. — RÉSULTATS NUMÉRIQUES

Nous résumons ci-dessous les données expérimentales, dont le détail est présenté au tableau nº 8.

INDICE DE CONSOMMATION

Comme les tableaux de données numériques le montrent, les quantités consommées sont, chez le Ver à Soie, à peu près comparables chez le mâle et la femelle (1).

Au 4e âge, nous avons expérimenté dans des conditions variées de

(1) Le sexe des individus expérimentés était noté grâce aux points d'ISHIWATA et toujours contrôlé après expérience par dissection, sous la loupe binoculaire, des ébauches génitales.

température, d'élevage, d'état physiologique ; les différences entre mâles et femelles n'ont jamais été importantes, sauf dans un cas (Exp. I).

	Mâles	Femelles	Durée de l'expérience
	259,7	216,5	5 h
	239,8	230,9	5 h
Qt 4e âge (moyennes).....	184,1	198,9	5 h
	195,2	203,4	3 h
	782,4	798,3	24 h

Au 5e âge, on sait que les chenilles mâles et femelles se différencient nettement, en particulier par leur poids. On aurait pu s'attendre à des consommations supérieures chez la femelle. En fait elles sont exactement du même ordre de grandeur dans les deux sexes au début du 5e âge. Par la suite, les chenilles femelles doivent consommer un peu plus, au maximum 20 p. 100 ce qui concorderait avec les résultats de Kitazawa (1930).

		Mâles	Femelles	Durée de l'expérience
Qt 5e âge (moyennes)	Exp. I.....	153,6	157,5	5 h
	Exp. II	206,5	243,6	5 h

Coefficient d'utilisation digestive (C. U. D.)

Par contre, le coefficient d'utilisation digestive est sensiblement meilleur chez la femelle que chez le mâle, quelles que soient les conditions expérimentales (cf. tableau n° 9).

		Mâles	Femelles
C. U. D. 4e âge (moyennes)	Exp. I	0,598	0,753
	Exp. II	0,559	0,587
	Exp. III	0,627	0,660
	Exp. IV	0,846	0,851
	Exp. V	0,570	0,598

Il en est de même au 5e âge à son début. Au cours de l'intermue les deux sexes redeviennent comparables pour ce caractère.

		Mâles	Femelles
C. U. D. 5e âge (moyennes)	Exp. I	0,626	0,687
	Exp. II	0,701	0,705

Le rendement de croissance

Il ne semble pas très différent pour les mâles et les femelles. Nos expériences ne permettent cependant pas de conclusions définitives à ce sujet.

Variabilité individuelle de la consommation

Cette variabilité peut être considérée séparément chez les mâles et chez les femelles. Dans les diverses conditions expérimentales nous trou-

vons une différence marquée selon le sexe. Dans le tableau ci-dessous, la variabilité est exprimée par le rapport $\frac{\text{écart-type}}{\text{moyenne}}$.

I^er cas : Expériences réalisées dans des conditions normales (modalités diverses de durée et d'alimentation).

Exp.	Mâles	Nombre	Femelles	Nombre
I	0,17	6	0,20	9
III	0,15	8	0,21	7
V	0,16	4	0,20	11
VI	0,12	8	0,13	7
VII	0,20	9	0,20	6

II^e cas : Expériences réalisées dans des conditions anormales (II : $t = 28^oC$; IV : animaux soumis à un jeûne préalable).

Exp.	Mâles	Nombre	Femelles	Nombre
II	0,24	9	0,09	6
IV	0,19	6	0,14	9

II. — INTERPRÉTATION. CONCLUSIONS

Si la consommation est moindre pour les mâles que pour les femelles, l'indice de consommation est au contraire très voisin dans les deux sexes. Même au cours du 5^e stade, les différences ne s'accusent pas. Il faut cependant signaler que la durée de l'alimentation à ce stade est un peu plus longue pour les femelles que pour les mâles, qui filent généralement leurs cocons les premiers. Par ailleurs, le coefficient d'utilisation digestive des femelles est, au 4^e âge, supérieur à celui des mâles. Ce phénomène est probablement en relation avec la mise en réserve chez celles-ci de substances différentes de celles des mâles (1). Cette accumulation aboutit au dimorphisme pondéral des chenilles et des chrysalides.

Dans les conditions normales, la variabilité de l'indice de consommation est plus grande chez les femelles que chez les mâles.

Il semble que ce soit là le caractère distinctif le plus net entre les sexes. Il est, de plus, susceptible de modifications, si les conditions deviennent anormales. Ainsi dans le cas de températures élevées, ou d'un jeûne préalable imposé aux animaux, la variabilité de l'indice devient plus grande chez les mâles que chez les femelles ; ce phénomène témoigne de la plus grande sensibilité des mâles aux facteurs envisagés. Mais il montre surtout de façon plus générale, que le facteur « sexe »

(1) A la dissection les chenilles femelles ont un aspect complètement différent de celui des mâles, caractérisé par l'abondance du corps adipeux.

ne peut être considéré indépendamment des autres facteurs, de l'état de nutrition par exemple, comme de la température dont nous allons aborder l'étude dans le prochain chapitre.

En résumé, femelles et mâles sont assez difficiles à distinguer physiologiquement pendant les trois premiers intermues. Après la troisième mue, soit au 4^{e} âge, soit au 5^{e} âge selon les phénomènes étudiés, les femelles se différencient progressivement des mâles, alors que ces derniers continuent leur évolution dans le sens où l'ensemble de la population l'avait commencée.

Chapitre VII

LA TEMPÉRATURE

Jusqu'à présent, nous n'avons envisagé que quelques facteurs d'ordre interne. Cependant nous avons retenu qu'ils étaient susceptibles d'interactions et que d'autre part toute modification du métabolisme entrainait à plus ou moins brève échéance une variation dans la prise de nourriture.

L'étude des facteurs d'ordre externe que nous allons commencer dans ce chapitre exige de maintenir aussi constants que possible les facteurs internes, au moins dans une première étape. L'action simultanée de plusieurs conditions sera nécessairement abordée par la suite, comme prolongement naturel des résultats expérimentaux.

On sait que la *température* est un des facteurs externes prépondérants de la vitesse de croissance chez les Invertébrés. De nombreuses études ont cherché à préciser les lois qui relieraient la croissance à la température. Mais comme l'a très justement remarqué Chauvin (1949), il serait plus intéressant « d'étudier l'influence de la température sur les différentes fonctions d'un insecte donné et d'essayer ensuite d'intégrer les données obtenues pour comprendre le mécanisme global de l'influence de la température sur la rapidité de développement ».

Pour notre part nous avons cherché à savoir comment la température agissait sur la grandeur de la prise de nourriture.

Lafon (1951) signale très brièvement que chez *Carausius* la consommation rapportée aux mêmes unités de temps et de poids est à 11-12°C deux fois moindre qu'à 20°C. Chez le *Bombyx mori*, aucune étude de cet ordre n'a été tentée.

En fait, des expériences cherchant à analyser l'influence de la température sur la prise de nourriture sont très difficiles. En effet, il est nécessaire de choisir une température témoin, 22°C dans notre cas, et, pour chaque série expérimentale réalisée à une température différente,

de faire parallèlement les mêmes mesures sur une série réalisée au *même moment* à cette température témoin. Les animaux des deux séries étant choisis au hasard dans une population homogène. Cette précaution de la *double expérimentation simultanée* est indispensable, étant donnée la grande variabilité de la prise de nourriture en fonction de facteurs tels que l'âge, la quantité et la qualité des repas précédents... Cette double expérimentation comporte malheureusement de grandes difficultés : il faut deux expérimentateurs ayant à peu près les mêmes façons d'opérer, choisissant la feuille de manière comparable, etc... Des résultats aberrants nous ont appris à préciser tous ces points.

I. — POSITION DU PROBLÈME

En dehors des questions matérielles, l'étude de la prise de nourriture selon la température est un problème biologique complexe, dont il est nécessaire de préciser la position exacte.

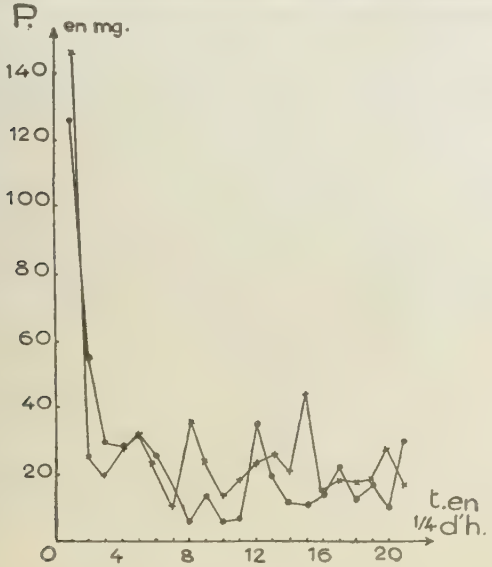
Pour cela nous avons d'abord entrepris l'étude détaillée de la prise de nourriture à deux températures différentes : 22-23°C et 28-29°C. L'expérience portait sur un temps suffisamment long : 5 h et la nourriture était distribuée de façon continue. Pour des raisons matérielles, les Vers avaient légèrement jeûné (3 h).

Le graphique n° 8 nous indique un résultat assez inattendu. Les Vers à 28° se jettent un peu plus rapidement sur la nourriture que ceux à 22°. Ils témoignent d'un véritable état fébrile, s'agitent de façon désordonnée avant le début de l'ingestion, puis pendant celle-ci découpent la feuille à une vitesse remarquable. Mais ces animaux se rassasient également vite. Pendant 1 h 3/4, les deux courbes sont très comparables, en particulier les quantités mangées pendant la première heure sont même plus fortes pour les Vers à 22°. La différence se fait sentir à partir de la deuxième heure ; les Vers à 28° mangent alors toujours plus que ceux à 22° ; malgré les irrégularités habituelles. L'évolution des quantités totales horaires (tableau n° 10) le montre clairement.

La raison du phénomène observé pendant les deux premières heures est la suivante : les Vers expérimentés à 28° avaient jusqu'au moment de l'expérience été élevés à 22° ; par suite l'ensemble des fonctions de nos animaux était adapté à cette température ; les deux premières heures constituent une véritable mise en équilibre avec le nouveau milieu. Les quantités ingérées dépendent bien en grande partie, comme nous l'indiquions au chapitre IV de la place disponible dans le tube digestif, or cette place n'est pas différente à 22° et à 28° si le temps d'exposition n'est pas suffisant pour modifier la croissance. La prise de nourriture n'est pas un phénomène indépendant qu'on peut à son gré isoler des autres phénomènes vitaux. Il subit non seulement l'influence des facteurs

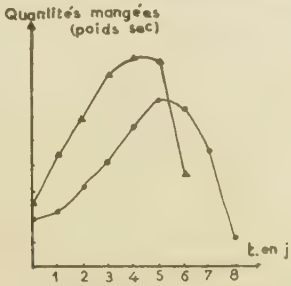
du moment mais aussi, plus ou moins longtemps, selon les cas, celle des facteurs antérieurs auxquels il est relié par des liens évidents (assimilation, excrétion, durée de transit...).

On aurait pu évidemment expérimenter aux différentes températures



Graphique 8. — Évolution de l'ingestion à 22°C (●)et 28°C (×) pendant les 5 premières heures. Poids ingéré en mg en fonction du temps en 1/4 d'heure. On n'observe pas ici, comme au graphique 1, une augmentation initiale de la prise de nourriture pendant les premiers quarts d'heure, parceque les animaux expérimentés avaient légèrement jeûné (cf. analyse du phénomène au chapitre VIII).

avec des Vers qui auraient été eux-mêmes élevés à ces diverses températures [1]. C'est à notre avis, un tout autre aspect du problème, et c'est le compliquer. Car on introduit alors parmi les facteurs dont va dépendre



Graphique 9. — Variations des quantités mangées au cours du dernier âge en fonction de la température : à 24°C (Δ) à 20°C (●) (d'après Kitazawa, 1930). Quantités ingérées exprimées en poids sec en fonction du temps en jours.

[1] C'est ce qu'a fait Kitazawa (1930) dont nous reproduisons un des graphiques qui illustrent son travail (graphique n° 9)

la prise de nourriture la *croissance même* des Vers à ces différentes températures, question que l'on désirait précisément éclaircir.

Par suite nous avons, dans les expériences ci-dessous, opéré sur des Vers qui tous avaient été placés, au plus quelques heures avant l'expérience, à la température où celle-ci devait se réaliser.

II. — ÉTUDE GLOBALE AUX DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES

Les quantités de nourriture ingérées varient de façon considérable avec la température. Ainsi à 14°C les Vers consomment en moyenne pendant le 1er quart d'heure 3 mg de feuille, avec un maximum individuel de 9 mg. A 32°C, ils en consomment 32 mg, avec un maximum de 44 mg. Un Ver peut alors manger en 1 quart d'heure le 1/6 de son poids, ce qui est remarquable.

La différence entre les réponses aux différentes températures semble d'ailleurs bien s'atténuer avec le rassasiement.

Les quantités de feuilles mangées ont été mesurées pour les températures de 14°, 17°, 22°, 28° et 32°. Les données moyennes établies sur 15 individus sont indiquées au tableau n° 11 en mg par g frais d'Insecte.

En prenant la quantité mangée à 22° comme unité et en lui accordant l'indice 100, on peut calculer les indices correspondant aux autres températures, ce qui permet d'homogénéiser les résultats des diverses expériences (cf. tableau n° 11).

Si l'on construit un graphique présentant les températures en abscisses et les indices de consommation en ordonnées, on s'aperçoit que les points représentatifs s'alignent assez bien. Il est donc extrêmement probable que *la prise de nourriture est un phénomène dont la grandeur est proportionnelle à la température.* Le « coefficient de température » — le Q_{10} — pour la prise de nourriture est de l'ordre de 2,5, valeur qu'on a déjà trouvée pour d'autres processus biologiques.

Aux limites, l'expérimentation est très difficile. A 35°, il est certain que la prise de nourriture suit encore la loi normale ; il faut atteindre la température létale à 40° pour que le phénomène disparaisse.

En allant vers les températures basses, on note que l'activité alimentaire cesse vers 12°.

Le coefficient d'utilisation digestive à ces diverses températures semble varier de façon très différente. Nous n'avons pas fait de recherches spéciales à ce sujet, mais nos expériences nous indiquent que jusqu'à 20° le C. U. D. croît et qu'au delà de 20-22°, il reste pratiquement constant (cf. tableau n° 12).

On admet généralement, d'après les résultats de la pratique séricicole, que la température optimum d'élevage est 22°C. Notre analyse

permet d'émettre l'hypothèse explicative suivante : 22° est la plus faible température à laquelle on ait le C. U. D. maximum. Autrement dit, c'est la température pour laquelle, avec un C. U. D. maximum, la consommation est minimum.

III. — ÉTUDE DES RÉACTIONS INDIVIDUELLES A UNE VARIATION DE TEMPÉRATURE

Nous considérons de nouveau les températures de 22 et 28°C. Les quantités ingérées par chaque Ver sont :

à 22° :

Pendant les deux premières heures :

22 15,6 16,0 17,7 20,9 24,2 20,3 22,4 21,5 20,9 17,3 20,6 28,6 31,4 18,6
(Total : 318,0)

Pendant les trois heures suivantes :

14,4 6,3 10,7 8,3 10,3 9,3 6,0 15,2 15,2 9,4 12,6 11,4 15,7 12,6 12,3
(Total : 169,7)

et à 28° :

Pendant les deux premières heures :

17,5 20 20 5 29 16 29 20 15 24 25,5 35,5 18 23,5 19
(Total : 317,0)

Pendant les trois heures suivantes :

16,5 13 12 10,5 10 20,5 20,5 18,0 21 22 20 33 22,5 19 9
(Total : 267,5)

les deux groupes de 15 Vers ayant été tirés au hasard dans une population plus importante.

Nous remarquons que si le total ingéré pendant les deux premières heures est le même pour les deux températures, les quantités mangées se répartissent à 22° de 15,6 à 31,4 mg, tandis que à 28° elles le font entre 5 et 35,5 mg. Ainsi le choc d'une élévation de température a augmenté la dispersion des résultats, même sur un court laps de temps.

Pendant les trois heures suivantes les quantités ingérées se répartissent de 6,0 à 17,7 mg à 22° et de 9,0 à 33,0 mg à 28°. L'adaptation progressive à la nouvelle température s'accompagne d'une dispersion encore plus large. D'autre part un autre problème se pose : à 22°, les quantités ingérées par chaque Ver pendant les trois dernières heures sont toujours plus faibles que pendant les deux premières (ce qui est normal) ; à 28°, on note que 4 Vers présentent la réaction inverse.

Ainsi lorsque la période d'adaptation commence, c'est-à-dire après un laps de temps de l'ordre de la durée du transit alimentaire, les variations individuelles peuvent se manifester dans des sens différents. PRESCHT

a attiré l'attention sur ce type de phénomènes, et en particulier signale l'influence du temps d'exposition à une température nouvelle sur les phénomènes vitaux et leurs modifications.

***

Cependant nos expériences n'étaient pas suffisantes à ce sujet. Nous avons adopté le nouveau schéma expérimental suivant :

— étude individuelle des quantités ingérées par 15 Vers à 22° pendant deux heures (11 h à 13 h) ;

— après le repas suppression de toute alimentation pendant trois heures ; pendant ce temps, élévation de la température à 28° (13 h à 16 h) ;

— étude individuelle des quantités ingérées par ces 15 Vers à 28° pendant 2 heures (16 h à 18 h). Ainsi les Vers sont leurs propres témoins (1) ;

— les quantités ingérées sont mesurées dans des conditions comparables (à l'occasion des repas normaux, aux mêmes heures).

Le tableau n° 13 présente les résultats de cette expérience. Si nous considérons les indices de consommation à 22 et 28°, nous noterons que tous les Vers ne mangent pas nécessairement davantage à 28°. A cette température, 6 d'entre eux consomment moins qu'à 22°. D'une façon plus générale, la différence de consommation (Δ) entre les deux conditions expérimentales varie d'un individu à l'autre dans des limites considérables (de — 95,69 à + 185,78).

Cette variabilité individuelle dépend de très nombreux facteurs. Il est possible de dégager ici certains d'entre eux (cf. tableau VI).

Le sexe joue certainement un rôle. Les Vers n° 3 et 15 pèsent le même poids au début de l'expérience à 22°. Pour 3, un mâle, Δ sera négatif, pour 15, une femelle, il sera positif ; le même phénomène se présente pour les Vers n° 10 et 14. D'ailleurs les 5 chenilles mâles expérimentées ont réagi à l'élévation de température par une diminution de consommation. Sur 10 chenilles femelles, une seule a réagi de cette façon.

Le poids initial des animaux étudiés intervient également. L'augmentation de la consommation avec l'élévation de température semble d'autant plus forte que ce poids initial est plus faible.

5 Vers de poids les plus faibles	5 Vers de poids moyens	5 Vers de poids les plus forts
305,87	293,53	175,62

(1) Signalons qu'un jeûne de 3 h avait également précédé la mesure des quantités ingérées à 22° — que d'autre part ces périodes de jeûne correspondent en durée et en position aux périodes normales de jeûne entre les repas, imposé par le rythme de distribution de ces repas (cas d'un élevage standard).

Tableau VI

Etude de la variabilité individuelle de l'ingestion pour des vers soumis à une élévation de température. (Le détail des relevés expérimentaux est présenté au Tableau n° 13

N° des vers	Indices de consommation à 22°	Indices de consommation à 28°		Sexe	Rang à 22°	Rang à 28°	d	d_2
1	144,48	186,13	58,35	♀	11	9	2	4
2	148,14	215,21	32,93	♀	10	5	5	25
3	181,45	163,93	−17,52	♂	4	12	8	64
4	206,72	165,93	−40,79	♀	2	11	9	81
5	161,66	241,37	79,71	♀	6	3	3	9
6	139,34	213,90	74,56	♀	12	6	6	36
7	156,94	151,92	−5,02	♂	8	14	6	36
8	121,27	307,05	185,78	♀	13	2	11	121
9	222,89	127,20	−95,69	♂	1	15	14	196
10	165,04	154,12	−10,92	♂	5	13	8	64
11	185,43	180,60	−4,83	♂	3	10	7	49
12	159,49	343,40	183,91	♀	7	1	6	36
13	97,11	231,95	134,84	♀	15	4	11	121
14	149,51	213,76	63,25	♀	9	7	2	4
15	120,21	202,67	82,46	♀	14	8	6	36

Coefficient de Spearman : $r = 1 - \frac{\Sigma d^2}{N(N^2 - 1)}$; $N = 15$; $r = 1 - 1{,}575$; $r = -0{,}425$

L'importance du repas fait à 22° n'est pas sans conséquence sur celle du repas suivant fait à 28°. Si nous plaçons les vers à ces deux températures d'après leurs indices de consommation, nous notons une corrélation inverse assez nette entre rangs (Coefficient de Spearman, $r = -0{,}425$).

En particulier nous observons que les 5 plus gros consommateurs à 22° sont parmi les 6 plus petits consommateurs à 28°.

Cette remarque laisse supposer que l'état du tube digestif de chaque individu au début de l'expérience influe au plus haut point sur les résultats de celle-ci.

***

Aussi avons-nous organisé une nouvelle expérience (1) identique à la précédente, sauf en ce qui concerne l'état des Vers à qui nous avions imposé un jeûne de 12 h au préalable.

Le tableau n° 14 présente les résultats numériques. Les consommations sont à peu près les mêmes aux deux températures. Un jeûne peu sévère comble facilement la différence qu'aurait pu créer l'élévation de température. Une variabilité individuelle dans les réactions n'en subsiste

(1) Cette série expérimentale et la précédente, permettent de vérifier comme il est facile de s'en rendre compte, les résultats présentés dans l'étude globale aux différentes températures.

pas moins. Mais les facteurs précédemment invoqués n'interviennent plus de la même façon. Le sexe semble ne jouer aucun rôle. Il n'y a pas non plus de corrélation de rangs entre consommation à 22° et consommation à 28° ($r = 0{,}036$). Enfin ce sont les chenilles à poids initial moyen qui paraissent réagir le plus normalement à l'élévation de température.

L'état de nutrition est un facteur fondamental ; le jeûne nivelle, en quelque sorte, les divers autres facteurs du milieu, en en faisant des causes secondaires de variations.

IV. — CONCLUSIONS

En résumé, s'il est relativement facile de mettre en évidence les lois qui régissent la grandeur *moyenne* de l'ingestion dans un groupe de Vers selon la température, il est beaucoup plus difficile d'analyser et d'expliquer dans les mêmes conditions, le comportement alimentaire de chaque Ver.

En effet, l'influence de la température sur le comportement alimentaire se manifeste de deux façons : soit directement en agissant immédiatement sur le comportement, soit *indirectement* par l'intermédiaire des modifications qu'elle provoque dans le métabolisme général.

C'est ce qui explique, lorsqu'on fait passer un groupe de Vers d'une température normale à une température plus élevée, la succession dans le temps des réactions suivantes :

1° ingestion fébrile, due à l'action directe de la température-durée de 1 à 3 quarts d'heure selon les expériences ;

2° ingestion inférieure à la normale — le tube digestif a été rapidement rempli et la température n'a pas encore agi sur l'ensemble des fonctions et en particulier sur la vitesse du transit intestinal — durée de 1 h à 1 h 1/2 ;

3° ingestion dépendant de la réaction globale de l'organisme à la variation de température — elle peut être inférieure ou supérieure à l'ingestion normale. La prise de nourriture présente alors d'importantes variations individuelles.

Celles-ci ne sont évidemment pas dues au hasard, mais à un ensemble de facteurs, dont l'importance est, pour l'expérience considérée, secondaire par rapport à la température.

De plus la hiérarchie qu'on peut observer entre ces facteurs dans l'action qu'ils exercent, varie elle-même selon les circonstances. D'où l'apparence confuse des résultats et les difficultés d'interprétation. L'étude du rôle de la température, soulève dès qu'on aborde son analyse détaillée, le problème des interactions entre ce dernier et une série d'autres facteurs internes ou externes.

Chapitre VIII

LES MODALITÉS DE DISTRIBUTION DE LA NOURRITURE

Dans les conditions normales sériciccoles, le repas correspond comme nous l'avons vu, à l'ingestion d'une certaine quantité de feuille de mûrier, découpée par le Ver dans des feuilles qui lui ont été distribuées en 1 fois au début du repas et qui se dessèchent progressivement au cours de celui-ci, de telle sorte qu'au bout d'un temps plus ou moins long selon les conditions, le Ver ne peut plus manger, même s'il en éprouvait le besoin, en raison de la dureté des feuilles.

Dans les expériences rapportées précédemment, nous avons veillé à ce que l'état de fraîcheur de la feuille ne puisse être un facteur limitant de la prise de nourriture. De plus, au cours de l'étude sur l'influence de la température, nous avons maintenu le rythme de distribution de 4 repas par jour et nous sommes astreints dans la mesure du possible à effectuer les expériences aux heures habituelles des repas.

Nous allons montrer que ces précautions concernant la distribution de la nourriture se justifiaient ; tous les animaux domestiques sont d'ailleurs sensibles à ses modalités.

Pour aborder ce nouveau problème, nous sommes partis du repas normal, dont nous connaissons les caractéristiques, et nous avons étudié ses modifications, lorsqu'on distribue au cours de ce repas une ou plusieurs rations supplémentaires de feuilles fraîches.

I. — DISTRIBUTIONS SUPPLÉMENTAIRES DE FEUILLES FRAICHES AU COURS DU REPAS

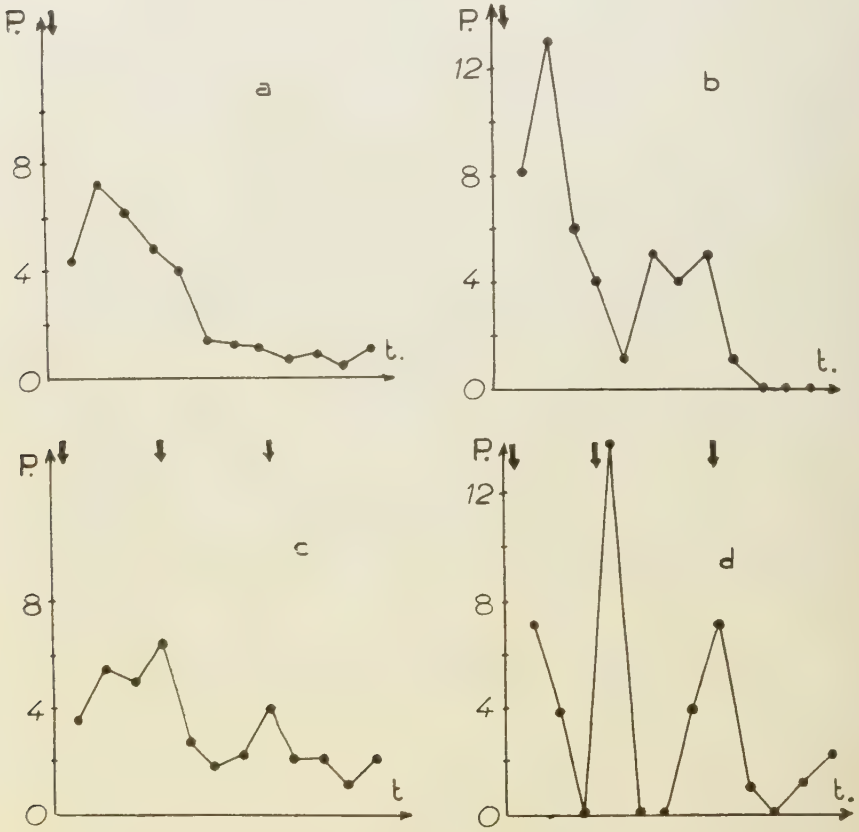
Dans une première série d'expériences, nous avons distribué 3 fois de la feuille fraîche au cours des 3 heures du repas et non 1 fois comme dans le repas normal (cf. Chapitre II) ; à savoir, 1 fois au début du repas, 1 fois à la fin de la 1re heure et 1 fois à la fin de la seconde heure.

Les relevés correspondant à cette série expérimentale sont illustrés par les graphiques nº 10.

Il apparaît que la courbe de rassasiement est déformée et présente plusieurs maxima successifs au lieu d'un. Ceux-ci correspondent aux distributions de nourriture fraîche. Ces dernières déterminent donc un regain d'activité alimentaire ou même provoquent la reprise de nourriture chez un Ver qui avait pourtant atteint la valeur de stabilisation.

La distribution de feuille fraîche déclenche un véritable *réflexe conditionné de prise de nourriture*. Celui-ci n'est évidemment pas indéfini et si l'on répétait trop souvent l'expérience dans un petit laps de temps, il ne se produirait plus rien.

Quoiqu'il en soit, si l'on fait des distributions supplémentaires de feuille fraîche au cours du repas, non seulement le comportement normal du Ver est modifié, mais du point de vue quantitatif la consommation totale pendant le même temps est augmentée.



Graphique 10. — Courbes de rassasiement selon le nombre de distributions de feuilles (↓) au cours du repas. Vers n'ayant pas jeûné.

ab : cas d'une seule distribution.
ac : courbes moyennes.
bd : courbes individuelles.
cd : cas de trois distributions.

Les poids ingérés sont exprimés en mg en fonction du temps en 1/4 d'heure.

Ainsi la moyenne générale exprimée en mg par g frais d'Insecte fut de 73,6 dans le cas du repas normal et de 77,3 dans le cas du repas à plusieurs distributions.

Ce procédé comme celui du jeûne préalable, mais dans une bien moindre mesure, a donc pour effet d'augmenter la consommation. A ce

propos signalons que l'idée d'une excitation à la prise de nourriture par un moyen quelconque a souvent été mise en avant, comme amélioration possible des techniques d'élevage. On a pensé en particulier à des excitations physiques ou mécaniques (par exemple, toucher la litière ici et là en imitant les manipulations d'une distribution de feuilles). Les nombreuses observations que nous avons faites sur les Vers au cours de leur prise de nourriture nous inclinent à croire que le dernier phénomène est très probablement exact, mais nous n'avons pas réalisé de mesures quantitatives à ce sujet.

Une variante de cette première série expérimentale consiste à étudier la prise de nourriture chez les Vers à qui on distribuait comme précédemment 3 fois de la feuille fraîche, mais qui de plus avaient subi un jeûne préalable (graph. n° 11).

Nous obtenons dans ces conditions une confirmation des phénomènes signalés plus haut. Mais du point de vue quantitatif, la consommation varie de 274,3 mg chez les Vers ayant reçu plusieurs distributions à 270 mg chez ceux qui n'ont reçu qu'une distribution normale. La différence est bien moins nette, car le facteur jeûne est le plus important et masque, ici aussi, les effets des conditions secondaires.

II. — DISTRIBUTIONS RÉPÉTÉES DE NOURRITURE. ALIMENTATION CONTINUE PENDANT LA DURÉE NORMALE DU REPAS

Il était naturel de prolonger les expériences ci-dessus, en multipliant les distributions de nourriture, afin d'étudier les conséquences quantitatives d'un pareil traitement.

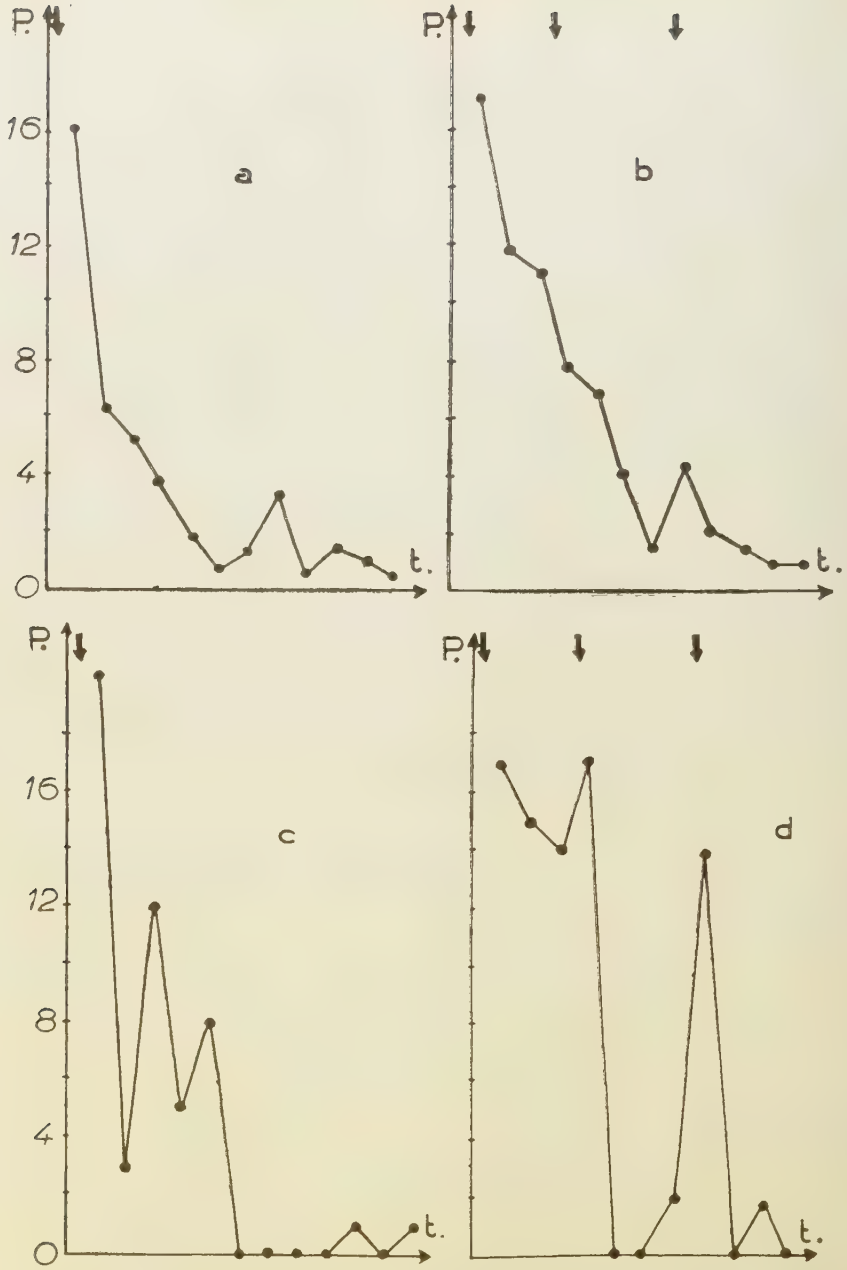
Nous avons adopté le dispositif suivant : distribution de feuille fraîche à chaque quart d'heure à l'occasion de la pesée du Ver. *C'est ce que nous appelons placer les Vers en « alimentation continue »* ce qui ne préjuge en rien du comportement réel des Vers comme nous le verrons.

Dans une première série expérimentale, nous avons étudié pendant 3 h la prise de nourriture sur des Vers en alimentation continue. Les graphiques n° 12 mettent en évidence les faits suivants :

1° La courbe de rassasiement conserve un aspect général semblable à celui mis en évidence dans les conditions sériciccoles normales.

2° Mais la chute de la courbe est plus lente et témoigne d'une activité alimentaire encore importante à un moment où elle serait normalement très faible. La valeur de stabilisation est beaucoup plus élevée dans le cas normal.

3° Au total les quantités mangées en 3 h sont beaucoup plus importantes avec le dispositif en alimentation continue qu'avec le dispo-



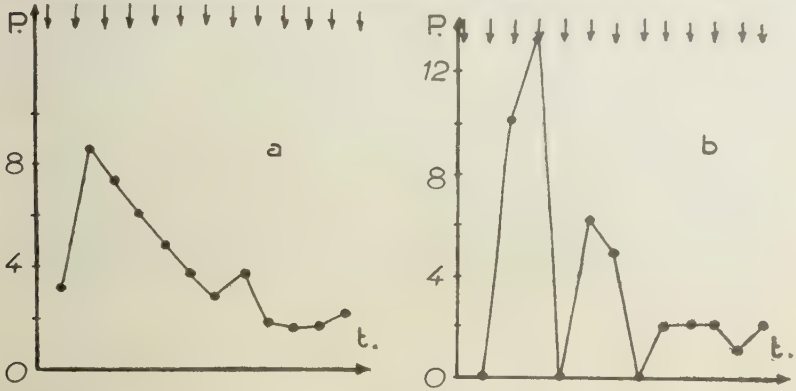
GRAPHIQUE 11. — Courbes de rassasiement selon le nombre de distributions de feuilles (↓). Vers ayant subi un jeûne préalable.

ac : cas d'une seule distribution.
ab : courbes moyennes.
bd : cas de 3 distributions.
cd : courbes individuelles.

Les poids ingérés sont exprimés en mg en fonction du temps en 1/4 d'heure.

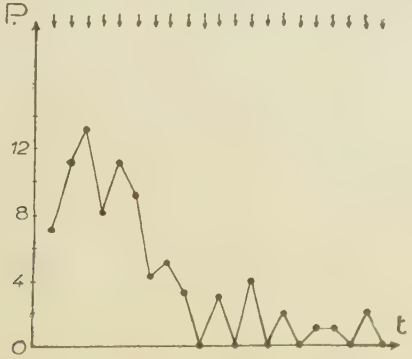
sitif normal. Moyenne de 113,3 dans le premier cas, contre 73,6 dans le second cas.

Dans une deuxième série expérimentale, nous avons voulu porter notre attention sur la partie de la courbe que nous avons qualifiée de stabilisée, et à laquelle correspondent des prises de nourriture faibles.



Graphique 12. — Courbes de rassasiement en alimentation continue. Durée : 3 heures. Courbe moyenne (*a*) et individuelle (*b*). Poids ingéré exprimé en mg en fonction du temps en 1/4 d'heure.

Pour cela nous avons adopté le même dispositif expérimental, mais avons prolongé l'expérience dans le temps, portant à 5 h la durée des notations.



Graphique 13. — Courbe de rassasiement en alimentation continue. Durée : 5 heures. Courbe individuelle. Poids ingéré exprimé en mg, en fonction du temps en 1/4 d'heure.

Le graphique correspondant n° 13 indique un fait fondamental : *après le repas normal, le Ver s'il est en alimentation continue, ne s'arrête pas définitivement de manger.*

Ce résultat nous a conduit à pousser plus loin encore nos investigations et à porter la durée de nos expériences à une journée entière.

III. — ALIMENTATION CONTINUE PENDANT DES DURÉES DE 24 HEURES

En fait, placer les Vers en alimentation continue pendant des temps longs (24 h) revient à les mettre du point de vue alimentaire dans des *conditions naturelles*, c'est-à-dire présence de nourriture fraîche en quantité non limitée. C'est pourquoi l'étude qui va suivre prend une importance spéciale sous l'angle de la physiologie générale des Insectes, le Ver à Soie redevenant ici une chenille comme les autres.

Le travail expérimental correspondant à ces nouvelles conditions a nécessité un grand effort et la présence de 3 expérimentateurs se relayant jour et nuit pendant des périodes de 3 h le jour et de 2 h la nuit. Les tableaux numériques donnent une idée de ce travail et de l'indifférence des Vers qui ont eu à subir sans dommage de 96 à 110 pesées successives selon les séries expérimentales.

Les 4 séries expérimentales de 24 h que nous avons réalisées dans des conditions diverses apportent tout un groupe de résultats importants. Les données numériques sont résumées au tableau VII. Pour l'une des séries, les relevés sont, à titre d'exemple, présentés de façon complète (tableau n° 15).

L'examen de ces données nous permet d'aboutir aux conclusions suivantes :

1° Les Vers ne s'arrêtent pas définitivement de manger après le repas normal, s'ils ont constamment de la feuille fraîche à leur disposition.

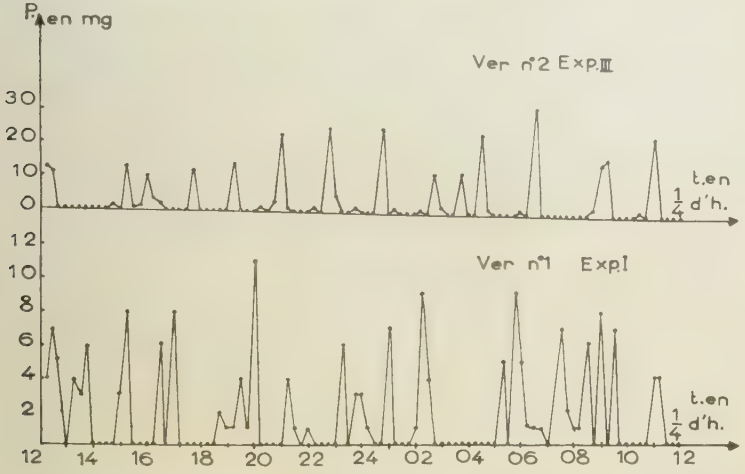
2° Il n'y a pas persistance du rythme prandial imposé par la technique d'élevage. Des Vers qui pendant 15 à 20 jours ont mangé 4 fois par jour à des heures précises n'en conservent aucun « souvenir », si on les place en alimentation continue ; leur activité alimentaire ne présente même pas un maximum à l'heure habituelle des repas (graph. n° 14).

3° L'activité prandiale pouvait par contre être liée à la succession du jour et de la nuit. Nos expériences témoignent des consommations suivantes, pendant les périodes de 8 h à 20 h et de 20 h à 8 h.

	Jour	Nuit
Exp. I	1 285	884
Exp. II	1 400	1 236
Exp. III	2 346,5	2 621,5
Exp. IV	2 187,5	2 020,0

L'expérience I, que nous avons réalisée la première, présente une faute expérimentale : nous l'avions fait durer de midi à midi le lendemain, ce qui avantageait la période « jour » puisqu'elle contenait un repas séricicole normal ; pour commencer nos expériences d'alimentation con-

tinue à midi, il nous a fallu en réalité les commencer 2 h avant, afin de ne pas tenir compte de cette période d'adaptation des animaux. En fait, nous avons fait durer nos expériences de 10 h à 14 h le lendemain, soit 28 heures et nous avons éliminé les périodes extérieures à midi-midi ; ce qui revient à pratiquer dans le temps ce que l'on fait dans l'espace en expérimentation agronomique, à savoir éliminer les « bordures ».



GRAPHIQUE 14. — Courbes de rassasiement en alimentation continue. Durée 24 heures. Courbes individuelles. On note l'absence d'un rythme prandial superposable à celui imposé par la technique d'élevage.

Si donc, on ne tient pas compte de l'expérience I, la moyenne des trois autres est de :

1 644,6 le jour et de 1 625,8 la nuit,

c'est-à-dire deux estimations que l'on peut considérer comme absolument semblables.

Nos expériences ont été malheureusement faites en lumière continue, ce qui était à peu près indispensable aux manipulations nécessitées par l'expérience (fourniture de feuille, pesée des Vers, des excreta, contrôle de température, etc...). Aussi ces expériences ne prouvent-elles rien en elles-mêmes, si ce n'est que si le Ver à Soie présentait un rythme nycthéméral, il ne serait pas capable de le conserver une seule fois après suppression de l'alternance jour-nuit, ce qui est contraire à toutes les expériences faites à ce sujet sur d'autres animaux (GUILLAUME, 1947) [1]. D'autre part, des notations réalisées par nous sur des élevages en lumière continue

[1] Nous ne pensons pas que l'éclairage puisse avoir sur le Ver l'influence immédiate qu'il a sur les volailles dont l'activité alimentaire est stimulée par ce facteur prépondérant.

Tableau VII

Données numériques sur la prise de nourriture et les diverses caractéristiques qui lui sont liées.

(établies sur des vers du IVe âge en alimentation continue. Durée 24 heures (de 12 h à 12 h).
Données individuelles. Poids en mg).

	N° des Vers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moyenne
EXP. I du :: IV/1952	Poids initial	196	182	259	212	211	201	183	261	287	217	169	223	241	168	214	
	Quant. ingérée	179	76	194	150	124	180	168	180	128	125	121	156	163	88	133	
	Ind. de consomm.	913.3	417.6	749.0	707.5	587.7	895.5	918.0	689.7	446.0	576.0	716.0	699.6	676.3	523.8	621.5	675.8
	Quant. excrétée	61	38	67.5	49.5	47	63.5	51	56	61	55	46	62	54	36	45	
	Ind. d'excrétion	311.2	208.8	260.6	233.5	222.7	315.9	278.7	214.6	212.1	253.9	272.2	278.9	224.1	211.1	210.3	246.2
	Quant. assim.	118	38	126.5	100.5	77	116.5	117	124	67	71	75	94	109	52	88	
	C.U.D.	0.659	0.500	0.652	0.670	0.620	0.647	0.696	0.688	0.523	0.502	0.619	0.602	0.668	0.590	0.661	0.620
	ΔP	105	0	112	88	69	97	105	117	59	60	59	85	95	42	82	
	R. de C.	0.89		0.88	0.87	0.89	0.83	0.89	0.94	0.88	0.8	0.79	0.79	0.90	0.87	0.81	0.86
EXP. II du 10/VII 1952	Poids initial	203	209	227	201	191	215	227	223	327	217	247	259	245	200	237	
	Quant. ingérée	146	134	192	176	168	188	188	158	266	141	142	206	182	150	199	
	Ind. de consom.	719.2	641.1	845.8	875.6	879.6	874.4	828.2	708.5	813.5	649.8	574.0	795.4	742.9	750.0	839.7	769.2
	Quant. excrétée	92	67	105	91	88	112	105	87	155	72	136	108	97	98	123	
	Ind. d'excrétion	453.2	320.6	462.5	452.7	460.7	520.9	462.6	390.1	474.0	331.8	550.6	417.0	395.9	490.0	519.0	446.6
	Quant. assim.	54	67	87	85	80	76	83	71	111	69	6	98	85	52	76	
	C.U.D.	0.369	0.500	0.453	0.482	0.476	0.404	0.442	0.449	0.417	0.422	0.422	0.475	0.467	0.346	0.381	0.438
	ΔP	21	3	55	57	60	46	58	38	76	41	0	71	62	25	53	
	R. de C.	0.39	0.04	0.65	0.67	0.75	0.60	0.70	0.53	0.68	0.59		0.72	0.72	0.48	0.69	0.58

C.U.D. Coefficient d'utilisation digestive. ΔP Augmentation de poids pendant l'expérience R. de C. Rendement de croissance.

Tableau VII *(suite)*.

	N° des Vers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moyenne
EXP. III du 5/V/1953	Poids initial	363	359	401	377	383	436	403	415	432	419	436	417	337	420	473	
	Quant. ingérée	325.5	307.5	328.5	292.5	283.5	347.0	347.0	322.5	326.5	347.5	393.0	356.5	282.5	362.0	357.0	
	In. de consom.	896.7	855.3	819.2	775.9	740.2	795.9	861.0	777.1	755.8	829.4	901.4	834.9	838.3	861.9	754.8	819.8
	Quant. excrétée	133.5	131.0	121.5	137.0	124.0	137.0	128.5	169.0	145.0	149.5	168.5	148.0	111.5	133.0	152.5	
	Ind. d'excrét.	367.8	364.9	303.0	363.4	323.8	314.2	318.9	407.2	335.6	356.8	386.5	354.9	330.9	316.7	321.4	344.4
	Quant. assim.	192.0	176.5	207.0	155.5	159.5	210.0	218.5	153.5	181.1	200.0	245.0	208.5	171.0	229.0	205.0	
	C.U.D.$_1$	0.590	0.573	0.630	0.531	0.562	0.605	0.629	0.475	0.555	0.575	0.623	0.584	0.605	0.632	0.570	0.582
	C.U.D.$_2$	0.31	0.35	0.35	0.28	0.27	0.34	0.39	0.21	0.32	0.26	0.31	0.34	0.26	0.36	0.28	0.31
	ΔP	161	127	160	152	133	168	183	109	146	162	189	161	133	159	179	
	R. de C.$_1$	0.81	0.72	0.77	0.98	0.83	0.80	0.84	0.71	0.80	0.80	0.77	0.77	0.77	0.69	0.87	0.80
	R. de C.$_2$	0.64	0.47	0.55	0.73	0.69	0.57	0.54	0.63	0.56	0.72	0.62	0.53	0.72	0.49	0.71	0.61
EXP. IV du 15/V/1953	Poids initial	388	370	341	425	465	358	374	360	426	404	401	357	404	322	303	
	Quant. ingérée	284	240	239	386	336.5	289.5	272	227.5	314.5	302.5	315.5	287.0	417.5	253.0	242.0	
	Ind. de consom.	732.0	648.6	700.9	908.2	723.7	808.7	727.3	631.9	738.3	748.8	786.8	803.9	1033.4	785.7	798.7	771.8
	Quant. excrétée	119.5	85.5	103.5	156.5	120.5	120.0	105.5	103.0	117.0	123.5	115.0	112.5	102.5	109.5	99.5	
	Ind. d'excret.	308.0	231.1	303.5	368.2	259.1	335.2	282.1	286.1	274.6	305.7	286.8	315.1	253.7	340.1	328.4	298.5
	Quant. assim.	164.5	154.5	135.5	229.5	216.0	169.5	166.5	124.5	197.5	179.0	200.5	174.5	315.0	143.5	142.5	
	C.U.D.$_1$	0.579	0.643	0.566	0.594	0.643	0.485	0.612	0.547	0.627	0.591	0.635	0.608	0.654	0.567	0.588	0.596
	C.U.D.$_2$	0.39	0.36	0.35	0.33	0.29	0.31	0.33	0.32	0.38	0.38	0.33	0.35	0.29	0.32	0.38	0.34
	ΔP	140	112	105	199	198	142	132	106	160	140	162	143	219	122	122	
	R. de C.$_1$	0.85	0.72	0.77	0.87	0.91	0.84	0.78	0.85	0.81	0.78	0.88	0.82	0.69	0.85	0.85	0.82
	R. de C.$_2$	0.63	0.51	0.48	0.63	0.79	0.63	0.59	0.59	0.54	0.49	0.62	0.57	0.73	0.60	0.53	0.60

Pour ces 2 expériences III et IV les C.U.D. et R. de C. ont été établis en poids frais (C.U.D.$_1$ et R. de C$_1$) et en poids sec (C.U.D.$_2$ et R. de C.$_2$)

Nota. Poids ini. Poids initial. — Ing. = Quantité ingérée. — Qt = Indice de consommation. Exc. — Quantité excrétée. Et = Indice d'excrétion. Ass. = Quantité assimilée. — C.U.D. = Coefficient d'utilisation digestive. — Δp. Augmentation de poids pendant l'expérience. — R. de C. = Rendement de croissance.

et à l'obscurité continue et les observations de divers auteurs, en particulier Itaya (1936) qui ne trouve pas de différence dans les fréquences d'ingestions entre le jour et la nuit, semblent bien concorder pour admettre l'absence d'un rythme nycthéméral bien net.

Nous croyons pouvoir retenir de nos résultats que l'activité prandiale est du point de vue quantitatif indépendante de l'alternance jour-nuit.

4° En alimentation continue, les Vers ne mangent pas de façon continue. Stelniceanu (1931) à l'occasion d'expériences sur Vers isolés conclut que :

« l'ingestion de nourriture chez des Vers à Soie pris au milieu d'un âge, est une fonction continue sans interruption, si l'on prend comme temps minimum d'observation l'heure ».

Mais précisément, si l'on observe *continuellement* les Vers on s'aperçoit qu'ils font une série de *petits repas* séparés par des périodes de *repos complet* dont la durée est en général inférieure à 1 h, ce qui explique le résultat de Stelniceanu.

En outre, dans l'activité alimentaire des Vers, on distingue nettement des prises de nourriture principales, auxquelles correspondent des quantités ingérées bien supérieures à 10 mg, et des prises de nourriture secondaires qui s'intercalent entre les premières et sont toujours de l'ordre de quelques mg. Les prises de nourriture principales peuvent être considérées comme des petits repas naturels et nous pouvons supposer que c'est à eux que Itaya fait allusion dans ses travaux. Si leur durée est assez longue, leur représentation graphique a l'allure d'une petite courbe de rassasiement.

On peut évidemment se demander ce qui détermine le Ver après un temps de repos plus ou moins long à effectuer une nouvelle prise de nourriture. Notre ignorance est grande à ce sujet, et le mécanisme en jeu semble bien mal connu chez tous les Insectes. Chez le Ver à Soie d'après les données de ce chapitre, nous notons des résultats négatifs : le déterminisme de la prise de nourriture ne semble pas lié *directement*, ni à la durée du transit, ni à la périodicité des excrétions, comme nous le prouverons commodément plus loin.

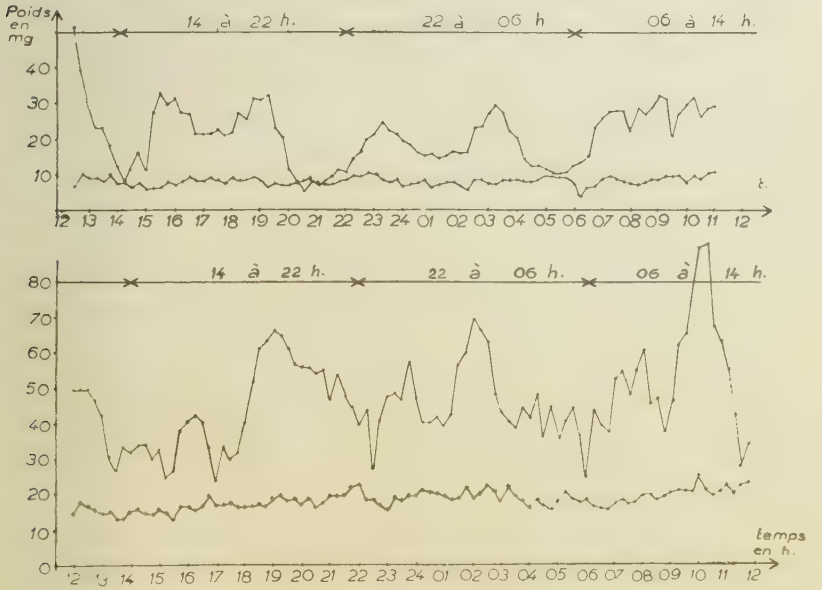
5° La fréquence des ingestions principales par 24 h (cf. tableau n° 16) est de l'ordre d'une douzaine. Cette fréquence est d'ailleurs le seul problème parmi ceux que nous évoquons qui ait été étudié chez le Ver à Soie. Itaya (1936) note environ 1 repas à l'heure, ce qui constitue une fréquence plus élevée que celle observée par nous, si ces repas correspondent bien à ce que nous appelons les prises de nourriture principales.

6° Les périodes de repos entre les prises de nourriture principales sont de l'ordre de 1 h 1/2. Mais la durée des arrêts entre les prises de nourriture principales est très variable, de 1 à 9 quarts d'heure. La durée

moyenne est de 1/2 h à 3/4 d'h mais la répartition de ces repas en fonction de leur durée n'est pas « normale » (1), nous les présentons en exemple au tableau nº 17.

7º La consommation correspondant aux prises de nourriture principales est de l'ordre d'une vingtaine de mg (cf. tableau nº 18) tout au moins pour des animaux du milieu du 4e âge. Au début de l'intermue, pour des chenilles de poids plus faibles, on sait que les quantités ingérées sont plus faibles ; au point de vue comportement, ceci se traduit par des prises de nourriture moins fréquentes (cf. tableau nº 16) et surtout plus réduites (cf. tableau nº 18).

8º La durée totale des repos alimentaires est de l'ordre de 15 à 16 h. La durée totale de l'activité alimentaire est donc de l'ordre de 8 à 9 h (cf. tableau nº 19) ce qui, fait remarquable, correspond très bien à la distribution journalière de 4 repas d'une durée efficace de 2 h et quelques. Nous connaissions déjà l'ordre de grandeur de cette durée par l'étude de la courbe de rassasiement. Nos expériences principales qui font porter l'étude du rassasiement sur des repas de 3 h comprennent



Graphique 15. — Variations des quantités ingérées et excrétées par un groupe de vers du 4e âge pendant 24 heures. Alimentation continue (2 expériences indépendantes). Mesures tous les quarts d'heure. Ingéré : ● Excrété : ×. On note la régularité remarquable de l'excrétion par rapport à l'ingestion et la possibilité d'un rythme prandial portant sur 8 heures.

(1) Il ne s'agit pas — tout au moins d'après les données dont nous disposons — d'une distribution de Poisson.

donc de façon certaine toute la période d'activité alimentaire dont les Vers sont capables.

4° Puisque le rythme technique d'activité alimentaire imposé par l'élevage habituel disparait dès qu'on place les animaux en alimentation continue, on pouvait se demander si un rythme naturel ne se manifesterait pas au cours des 24 h.

En fait, la mise en évidence de variations périodiques, si elles existent, n'est pas facile. Nous avons d'abord établi les moyennes ingérées par 1 4 d'heure pour 15 Vers, puis, pour éliminer les variations accidentelles, nous avons transformé ces données brutes par le procédé des moyennes mobiles en les faisant porter sur 5 données successives. Nous avons alors utilisé les chiffres ainsi obtenus pour construire les graphiques n° 14.

Ceux-ci qui illustrent 2 expériences de 24 h, indiquent la possibilité de période de 8 h, qui s'étendraient de 14 h à 22 h — puis de 22 h à 6 h — enfin de 6 h à 14 h, les zones de 6 h, 14 h et 22 h correspondent à des périodes de faible activité alimentaire. Pour confirmer ces résultats, il serait nécessaire de comparer de nombreuses expériences de ce type. Malheureusement ceci demanderait un travail considérable.

On peut néanmoins affirmer qu'il y a des variations importantes de l'ingestion dans le temps ; alors que l'excrétion apparaitrait — au cours des mêmes expériences — comme beaucoup plus régulière (cf. graph. n° 15). C'est même cette comparaison entre ingestion et excrétion qui nous permet de dire que les variations de la première de ces fonctions ont très probablement une signification.

IV. — CARACTÉRISTIQUES DIVERSES LIÉES A LA PRISE DE NOURRITURE

Nous avons donc étudié le comportement du Ver placé en alimentation continue, c'est-à-dire dans des *conditions naturelles*. C'est pourquoi il nous a semblé utile d'étudier spécialement dans ces conditions quelques caractéristiques classiques liées à la prise de nourriture. Nos estimations dans ce cas sont susceptibles d'être comparées à celles qui sont ou seront obtenues chez d'autres Insectes.

Ces caractéristiques seront considérées selon les définitions que nous en avons donné au chapitre III de la 1re partie de notre travail. Les mesures sont individuelles et ne sont pas à rapporter à 24 h mais *portent réellement* sur des durées de 24 h.

Nous avons étudié à part et en détail l'excrétion et nous avons donné quelques indications sur le métabolisme de l'eau.

Avant de préciser ces diverses notions, nous allons cependant, grâce aux données numériques établies sur 24 h, calculer une estimation

de l'erreur systématique qui entache notre méthode de mesure et qui a été signalée au chapitre II.

Il suffit de considérer les périodes où le Ver n'a pas mangé et de totaliser pendant celles-ci les diminutions de poids constatées expérimentalement chaque quart d'heure. On rapporte le résultat obtenu à 24 h et on obtient par différence une estimation de l'erreur que l'on fait pendant les périodes où le Ver n'a pas mangé.

Nous avons constaté par exemple qu'un Ver du 4e âge pesant 425 mg a perdu pendant les 57 quarts d'heure où il n'a pas mangé 33,5 mg. Les pertes pour 24 h seraient donc de 56,4 mg et de 22,9 mg pour les 39 quarts d'heure où le Ver a mangé. Or, le poids ingéré *mesuré* a été de 386 mg. Le poids réellement ingéré serait donc de l'ordre de 409 mg, soit 6 p. 100 plus élevé environ.

Cette erreur systématique dont il ne faut pas sous-estimer l'importance dans la détermination de valeurs absolues, ne gène nullement des comparaisons entre traitements.

A. — Estimation en poids frais

1° Consommation

L'indice de consommation (Qt) tel qu'il a été défini antérieurement (cf. p. 28 et p. 45), a été mesuré individuellement sur des séries de 15 Vers du 4e âge. Selon les conditions, le Qt varie de 700 à 800 mg. La variabilité individuelle n'est pas très grande ; surtout pour un tel phénomène, les mesures nous paraissent très homogènes (cf. tableau VII).

Evidemment, confirmation de données antérieures, la consommation est plus forte au milieu d'un intermue qu'au début. C'est ce que montrent les expériences I et II. Les animaux de I issus d'un élevage de printemps sortaient de la 3e mue ; les animaux de II issus d'un élevage d'été avaient déjà 12 repas après la 3e mue, mais leur poids était comparable à celui de I. Ce n'était donc pas le poids qui différenciait les animaux mais l'âge. Ce n'était pas non plus la feuille qui avait été choisie en conséquence et qui de toute façon aurait eu tendance à être moins bonne pour II que pour I.

D'ailleurs *à âge égal*, le poids de l'animal et la consommation ne semblent pas 2 grandeurs proportionnelles, ou liées par une quelconque corrélation.

2° Coefficient d'utilisation digestive (C. U. D.)

Le coefficient d'utilisation digestive est de l'ordre de 0,6.

Il est plus élevé pour des animaux élevés au premier printemps (0,62) que pour ceux élevés en mai (0,58) ou en juillet (0,43). Cet indice

est donc plus sensible au facteur nourriture que le Qt et l'on pourrait l'utiliser pour juger de la qualité de la nourriture.

De plus les mesures sont généralement assez homogènes sauf pour quelques individus qui bien que consommant normalement sont de mauvais utilisateurs. Le C. U. D. est donc un indice individuel de valeur.

Enfin indiquons qu'après les corrections nécessaires indiquées lors de la discussion de notre méthode de mesure, les valeurs exactes du C. U. D. seraient plus élevées que les valeurs indiquées au tableau XX. Ainsi pour le Ver nº 4, série IV, le C. U. D. passerait de 0,594 à 0,617.

3º **Le rendement de croissance (R. de C.)**

Cet indice qui est normalement de l'ordre de 0,80 subit beaucoup plus de variations que les deux premiers.

D'abord selon les conditions d'élevage : 0,87 en avril, 0,80 en mai, 0,58 en juillet et pour des animaux du même âge.

Ceci est important et prouve que non seulement les feuilles jeunes sont mieux digérées mais que le produit de la digestion peut être utilisé pour la croissance de l'organisme avec le minimum de perte. Les feuilles mûres d'été présentent non seulement du déchet à la digestion, mais ne conviennent pas à la croissance. Nous apercevons ainsi comment une pareille nourriture favorise les mécanismes du développement c'est-à-dire de l'acheminement vers la nymphose plutôt que ceux de la croissance pondérale proprement dite, et peut conduire à des mues supplémentaires.

D'autre part, les variations individuelles du rendement de croissance sont beaucoup plus marquées que pour les autres indices, surtout lorsqu'on place les animaux dans des conditions défavorables. On notera alors que des individus, qui présentaient une consommation normale et pouvaient même avoir un C. U. D. supérieur à la moyenne de leur série, étaient par contre capables d'assimiler de façon déplorable. Ici aussi nous remarquons que c'est dans les conditions anormales que les aptitudes individuelles se révèlent.

Enfin après correction, les valeurs du rendement de croissance seraient inférieures à celles du tableau VII. Ainsi pour le Ver 4, série IV au lieu de 0,87 il faudrait noter 0,78.

B. — Estimations en poids secs

1º Consommation

La consommation en poids sec doit s'obtenir en multipliant la consommation en poids frais par le pourcentage de matière sèche obtenu dans la feuille distribuée.

Pratiquement c'est inexact. La chenille mange toujours un aliment plus riche en matière sèche que l'échantillon de feuille étudiée. En effet, même si le renouvellement de la feuille est fréquent (tous les 1 4 d'heure dans nos expériences) il y a malgré tout une dessiccation sensible avant la prise de nourriture, surtout si le Ver commence à découper la feuille, s'arrête, reprend, etc...

Toutes ces pertes en eau font que si la feuille de Mûrier distribuée a une teneur en eau de 24 p. 100 la feuille réellement ingérée a une teneur en matière sèche qui peut être estimée à 30 p. 100 environ.

Sur ces bases, on peut estimer la consommation de feuille définie en mg sec par g sec d'Insecte et par jour à 1 000 à 1 500 si l'on se rapporte au poids initial.

Ces chiffres sont nettement plus forts que ceux indiqués pour d'autres chenilles. Ceci s'explique :

1° en raison des méthodes de mesure,

2° en raison du fait que le Ver à Soie est un *gros consommateur*, dont l'intensité de croissance est remarquable (Insecte domestique sélectionné dans ce but).

2° **Coefficient d'utilisation digestive (C. U. D.)**

Le C. U. D. mesuré en poids sec sur 2 séries de Vers étudiés pendant 24 h s'est révélé avoir une valeur classique de l'ordre de 0,30 à 0,35.

Nous faisons évidemment des réserves sur la valeur absolue de ces résultats, mais remarquons qu'ils sont du même ordre que pour d'autres chenilles phythophages (0,26 pour *Aglais urticae*, 0,34 pour *Malacosoma neustria* d'après Evans). Ceci est normal ; la sélection subie par le Ver à Soie n'a pas porté sur cette aptitude digestive.

D'ailleurs comme pour tout caractère sur lequel la sélection n' a pas porté, on note chez quelques individus des valeurs assez éloignées de la moyenne. Le C. U. D. peut varier, en fait de 0,20 à 0,40.

3° **Le rendement de croissance (R. de C.)**

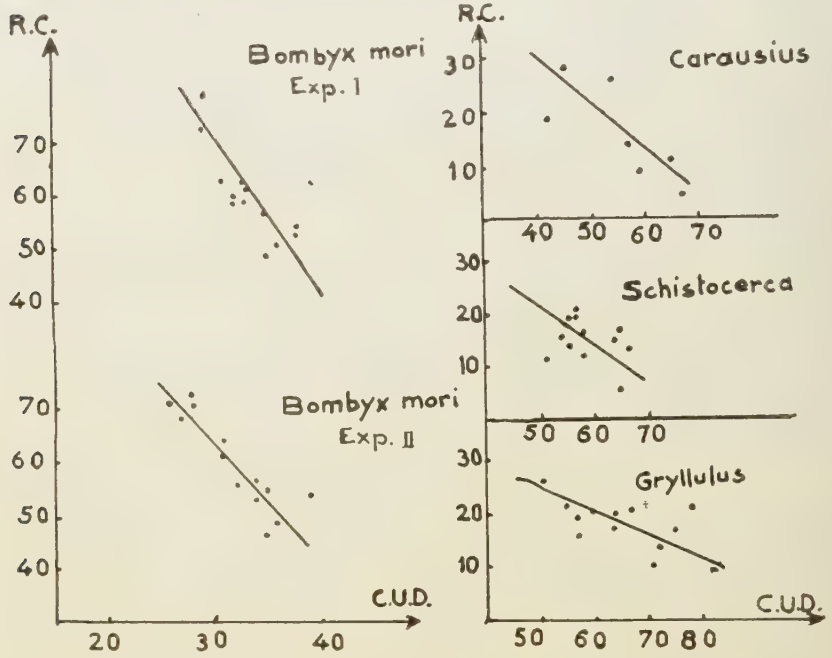
Cet indice mesuré en poids sec sur les mêmes séries d'animaux et dans les mêmes conditions, a une valeur assez grande — de l'ordre de 0,60 — mais reste comparable à celle des autres chenilles (0,62 pour *Aglais urticae* d'après Evans).

Les variations individuelles s'échelonnent de 0,50 à 0,80.

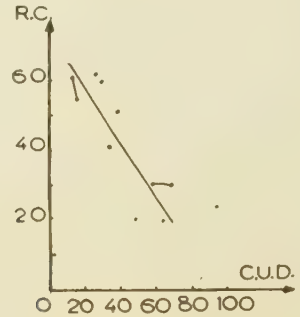
D'autre part, le R. de C. ne semble pas indépendant du C. U.D. *Ces deux indices paraissent varier selon les individus de façon inversement proportionnelle.* Dans une même série expérimentale, les animaux ayant un faible C. U. D. ont un R. de C. élevé ; on peut supposer que le matériel assimilé pourra d'autant mieux être utilisé pour la croissance que le triage

intestinal aura été sévère et convenablement orienté (cf. graph. nº 16).

Il n'est pas impossible, bien que les données accumulées dans cet ordre d'idées soient encore trop faibles, que cette loi ne soit pas seulement valable entre individus dans une même espèce mais entre espèces différentes.



Graphique 16. — Liaison entre coefficient d'utilisation digestive (C. U. D.) et rendement de croissance (R. C.) pour les individus d'une même espèce. Cas de *Carausius*, *Schistocerca* et *Gryllulus* (d'après Brennière, Jover et de Malmann), de *Bombyx mori* L. (d'après nos mesures).



Graphique 17. — Liaison entre coefficient d'utilisation digestive (C. U. D.) et rendement de croissance (R. C.) pour des espèces différentes d'insectes.

Le graphique nº 17 donne la représentation du R. de C. en fonction du C. U. D. pour une dizaine d'espèces d'Insectes.

On remarquera que le Ver à Soie fait partie des Insectes à C. U. D. faible mais à R. de C. élevé.

C. — Intervention du métabolisme de l'eau

Nos estimations en poids frais puis en poids secs d'un indice comme le C. U. D. ont nécessité la pesée en frais puis en sec des excreta ; les documents fournis nous ont amené à faire les remarques suivantes.

Du point de vue comportement et prise de nourriture, seules les estimations en poids frais ont à notre avis un sens. Un animal qui mange un aliment très dilué peut être un très gros consommateur et n'ingérer en fait que très peu de matière sèche.

Mais du point de vue physiologie de la digestion et pour faciliter les comparaisons, on a très souvent exprimé les estimations en poids secs. Cette opération consiste pratiquement — fait sur lequel on n'a guère insisté — à commencer une étude chimique de la digestion, en ne considérant qu'un élément : la matière sèche. L'eau et son métabolisme sont laissés de côté.

Or ce problème nous paraît devoir être considéré de façon plus attentive. D'une part, parce qu'il existe une régulation rendue nécessaire par l'inégalité des teneurs en eau du Ver et de son aliment. D'autre part, parce qu'on a quelque raison de penser que la teneur en eau de l'aliment est un facteur non négligeable dans le déroulement de certaines fonctions non seulement digestion, mais sécrétion de la soie par exemple (Pigorini, 1923 et Lambert).

Cette question demanderait une étude particulière qui ne pouvait être abordée dans le cadre de ce travail. Cependant à titre d'indication, nous pouvons d'après un certain nombre de nos observations donner les schémas approximatifs suivants en ce qui concerne le métabolisme de l'eau et de la matière sèche (M. S.).

Il est facile de vérifier qu'avec de telles répartitions des éléments, le Ver à Soie peut bien construire de la matière vivante à 12 p. 100 de M. S. à partir d'un aliment qui en contient 30.

On remarquera d'autre part que les quantités d'eau et de M. S. métabolisées se trouvent entre elles dans les mêmes proportions que dans l'aliment proposé.

D. — L'excrétion

(cf. tableaux VII et nº 15)

Le Ver à Soie, gros consommateur, excrète également beaucoup. L'excrétion est globalement en rapport avec l'ingestion. Cependant sous divers aspects, la liaison ne nous paraît pas directe. Ces raisons nous ont amené à présenter les résultats qui suivent en marge de l'étude principale de la prise de nourriture.

1º L'aspect quantitatif

L'indice d'excrétion (Et) vaut de 250 à 350 mg. Il peut s'élever à 450 mg dans le cas d'un élevage d'été, après ingestion de feuilles mûres. De toute façon, il s'agit de quantités supérieures à celles notées chez d'autres Insectes. Le transit alimentaire est intense, et l'on comprend à quel point l'alimentation d'une part, l'état du tube digestif d'autre part, peuvent influer sur la vie du Ver à Soie. C'est ce qui explique l'importance attachée par les auteurs italiens à la durée du transit. Cependant ce test n'est pas très facile d'emploi. Nous préférerions de notre côté utiliser l'indice d'excrétion comme test. Nous avons en effet remarqué que des animaux qui excrètent relativement beaucoup sont en général en mauvaise santé ou mangent un aliment de qualité anormale.

2º Un aspect qualitatif : l'excrétion de l'eau

L'excrétion de l'eau peut être mesurée puisque nous pesons les excreta au moment de leur rejet, puis ultérieurement les poids secs. Il est à noter que les excreta perdent de l'eau assez rapidement après leur rejet. La pesée en frais doit donc être faite le plus rapidement possible.

Voici les quantités d'eau trouvées pour les excreta de 2 séries de 15 individus, chiffres établis sur 24 h et exprimés en p. 100 du poids frais :

Exp. I 49,5 53,2 47,7 54,2 50,1 49,9 50,7 55,0 54,0 48,4 51,6 52,6 43,8 47,6 49,6 M = 50,5
Exp. II 51,2 46,6 55,4 50,2 40,9 50,3 47,9 54,7 49,7 54,5 45,0 50,1 × 53,1 54,9 M = 50,3

L'eau ne représente dans les excreta que 50 p. 100 du poids de ces derniers, alors qu'elle entre pour 70 p. 100 au moins dans la composition de la feuille. Cette différence s'explique, comme l'avait prévu KELLNER, par le fait que le Ver à Soie contient 88 p. 100 d'eau c'est-à-dire plus que l'aliment dont il se nourrit.

Nous avons vu plus haut ce qu'il fallait penser du métabolisme de l'eau.

3° L'aspect comportement

L'excrétion est un phénomène tout à fait *régulier*. D'une part le poids de chaque excreta est pour un animal donné très constant. D'autre part, les moments de ces excrétions sont *régulièrement répartis* dans le temps. Or, on sait que la prise de nourriture est assez irrégulière, en particulier quant à son importance. L'ingestion et l'excrétion ne semblent pas liées directement et quantitativement dans le détail, mais seulement globalement. Les mécanismes de ces deux phénomènes ont un certain degré d'indépendance, et c'est précisément cela qui compte au point de vue comportement et laisse place à une étude du déterminisme de la prise de nourriture. Ce degré d'indépendance est permis par les variations dans la durée du transit alimentaire, variations dont nous avons déjà parlé.

Le cas du Ver à Soie et peut-être celui d'autres Insectes, doit précisément nous engager à réfléchir avant d'utiliser la coprographie comme méthode de mesure indirecte de l'activité alimentaire (Chauvin-Lafon). Il ne suffit pas que le transit soit rapide pour que la méthode soit valable. Il faut encore que la durée de ce transit soit invariable. Une méthode d'étude directe nous paraît toujours préférable et doit toujours précéder, à titre de contrôle, toute autre méthode indirecte qu'on désire employer.

La périodicité de ces excrétions est de l'ordre de 5 à 6 quarts d'heure dans les conditions normales (Exp. I). Mais si la nourriture est moins bonne (Exp. II), la période devient plus courte ; certains Vers dont l'équilibre physiologique n'est plus normal peuvent excréter presque tous les 1/4 d'heure (exemple, Ver n° 11, exp. II, dont le rendement de croissance est d'ailleurs nul).

Cette remarque conduit à un test commode de bonne santé des Vers. Il est plus facile de se rendre compte de *la fréquence des excreta* que de la durée du transit, ou de l'importance relative de la quantité excrétée.

V. — CONCLUSIONS

L'étude de l'influence des modalités de la distribution de la feuille sur la prise de nourriture nous a conduit à toute une série de résultats. Ceux-ci ont été présentés de façon assez condensée, si bien qu'il serait trop long de les résumer ici. Rappelons cependant, qu'ils concernent non seulement les variations de l'ingestion selon les modalités de la distribution, mais aussi la description détaillée du comportement du Ver en alimentation « continue » ainsi que les caractéristiques physiologiques directement liées à l'ingestion dans ces mêmes conditions.

Les données que nous avons rassemblées résultent toutes de mesures individuelles et expriment une variabilité dont nous avons vu qu'elle

différait selon les phénomènes étudiés. Il est probable que certains d'entre eux ont été modifiés par la sélection, d'autres pas.

Nous retiendrons également que l'ingestion d'un petit nombre de repas nettement séparés si elle constitue l'un des principes de la technique d'élevage ne correspond nullement à un comportement naturel du Ver. Elle n'est pas assez souple pour permettre aux chenilles une adaptation à des conditions anormales. D'ailleurs la répétition de certaines expériences dans des conditions variées et avec des animaux issus d'élevages différents nous a appris que les variations dans la qualité de la nourriture influaient très probablement de façon significative sur la grandeur de l'ingestion. Ce problème sera envisagé spécialement dans le prochain chapitre.

Chapitre IX

QUALITÉ DE LA FEUILLE

Le dernier facteur que nous envisagerons est la qualité de la feuille proposée au Ver. Nous chercherons surtout dans le cadre de ce travail à montrer comment la qualité de la nourriture peut retentir sur la quantité ingérée. Cependant pour pouvoir mesurer la prise de nourriture, il faut avant tout que celle-ci existe.

Le déterminisme de l'ingestion relève d'une étude de comportement puisqu'elle suppose une réaction précise du Ver devant l'aliment proposé ; non seulement le Ver doit avoir « envie » de manger (facteur interne) mais encore l'aliment proposé doit convenir (facteur externe).

I. — DÉTERMINISME DE LA PRISE DE NOURRITURE

On sait que le Ver à Soie n'accepte pour son alimentation qu'un très petit nombre de plantes : Mûriers, genres voisins, ainsi que quelques espèces (scorsonère, laitue) ne présentant apparemment aucune parenté avec les précédentes, et qu'il ne croît en définitive de façon normale qu'avec le Mûrier.

Cette spécificité alimentaire assez étroite suppose un déterminisme précis dont l'étude relève des problèmes de *choix* de la nourriture. Nous avons indiqué dès l'introduction de notre travail qu'il n'était pas dans notre intention d'aborder cette question ; mais nous donnerons brièvement quelques indications, justifiant les expériences rapportées dans ce chapitre. C'est pourquoi nous n'envisagerons que les facteurs externes (présence de stimuli dans la nourriture). Les facteurs internes (perception de ces stimuli) seront laissés de côté [1].

[1] Indiquons que des études actuellement en cours au Japon (Tajima, 1954) indiquent dans leurs premiers résultats que les récepteurs sensoriels seraient localisés sur les palpes maxillaires. Les chercheurs japonais auraient obtenu artificiellement des mutants à palpes dégénérés qui ne présentent plus la spécificité alimentaire habituelle.

1. Qualités physiques de la feuille

Le Ver à Soie est très sensible aux caractéristiques physiques de l'aliment proposé, comme le montrent diverses observations sériciccoles. Mais ces éléments, qui concernent essentiellement les possibilités mécaniques des pièces buccales et du tube digestif ne sont pas *déterminants*.

En effet le Ver à Soie qui jeûne sur une litière de feuilles de Mûrier peut attaquer ces feuilles alors qu'elles ont déjà durci (exemple, la nuit).

Il peut également manger d'autres feuilles que celle du Mûrier, celles de laitue par exemple, dont la texture est complètement différente.

Nous pouvons d'ailleurs confirmer, de façon expérimentale, cette indifférence relative à l'état physique de l'aliment.

Nous avons collé de fines feuilles de gélose sur des morceaux de feuilles de Mûrier découpées à l'emporte-pièce, en forme de disques. Diverses combinaisons ont été essayées : gélose d'un seul côté, gélose des deux côtés, gélose dépassant la feuille, feuille dépassant la gélose... Il se trouve que le Ver accepte très bien de manger la gélose à condition de manger en même temps de la feuille de Mûrier. Ainsi la combinaison avec gélose dépassant la feuille donne des résultats négatifs.

Donc un substrat tel que la gélose, en feuille d'épaisseur et d'humidité convenable peut très bien être découpé et avalé par le Ver à Soie. Il suffit qu'il soit excité par la présence de feuille de Mûrier. D'ailleurs il n'est pas tant trompé qu'on pourrait le croire : en effet, quand la gélose s'est légèrement décollée de la feuille, il grignote la feuille sans toucher à la gélose, puis si cela est nécessaire pour aller plus loin, s'attaque à la gélose seule qui dépasse.

Nous avons par ailleurs essayé sur le Ver à Soie la technique à la moelle de Sureau (Chauvin). Nous avons coupé au microtome de fines lames de moelle de Sureau et les avons proposées à des Vers ayant légèrement jeûné, après les avoir imprégnées de jus frais de feuilles de Mûrier. Les Vers ont très bien accepté de découper les rondelles de moelle de Sureau.

2. Qualités chimiques de la feuille

Ces diverses expériences et en particulier le fait que le Ver mange feuille de gélose et feuille de Mûrier *ensemble* montre bien que c'est l'aspect chimique qui importe surtout.

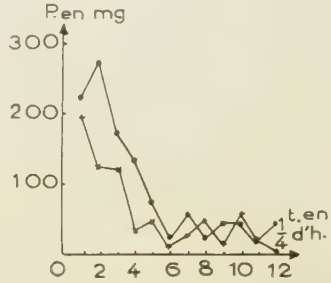
La gélose doit donc, pour être attaquée seule de façon quantitative, être imprégnée d une substance attractive bien définie. Des expériences préliminaires ont été faites à ce sujet. Mais l'obtention des substances responsables présente comme pour d'autres Insectes, surtout phytophages, de grandes difficultés.

II. — VARIATIONS QUANTITATIVES DE LA PRISE DE NOURRITURE SELON LA QUALITÉ DE LA FEUILLE

La qualité physique et chimique de la feuille ne détermine pas seulement chez le Ver la prise de nourriture, elle conditionne l'activité alimentaire ultérieure, sa durée et son intensité. Cet aspect intéresse alors directement les recherches dont nous exposons les résultats. Nous allons examiner quelques cas à l'aide de notre technique habituelle.

1. Cas de deux genres voisins : Mûrier et Maclura

Les tableaux des données numériques nº 20 et le graphique 18 montrent que les Vers à qui l'on donne des feuilles de *Maclura* ont mangé très différemment de ceux à qui l'on avait donné du Mûrier.



GRAPHIQUE 18. — Courbes de rassasiement comparées sur mûrier (●) et sur *Maclura* (×). On note non seulement que la quantité totale ingérée n'est pas la même dans les 2 cas, mais que de plus la façon dont se déroule le repas est différente.

Au point de vue qualitatif, on note que la courbe de rassasiement change d'aspect. Les Vers sur *Maclura* voient leur appétit baisser immédiatement après le début du repas, alors que ceux sur Mûrier vont présenter au même moment une prise de nourriture maximum.

Au point de vue quantitatif, on observe que les quantités de feuille mangée par g frais d'Insecte sont toujours supérieures pour le Mûrier. En résumé, on a :

	Mûrier	Maclura
Exp. I	180,1	102,3
Exp. II	225,8	137,5
Exp. III	255,1	193,7
Exp. IV	241,1	150,9
Total	902,1	568,4
Moyenne	225,5	145,9

Soit plus du 1/3 en moins pour le *Maclura*.

Fait intéressant, le C. U. D. est également toujours plus faible pour les animaux sur *Maclura* que pour ceux sur Mûrier.

	Mûrier	Maclura
Exp. I	0,87	0,81
Exp. II	0,84	0,76
Exp. III	0,85	0,76
Exp. IV	0,76	0,66
Total	3,32	2,99
Moyenne	0,83	0,75

C'est-à-dire de l'ordre de 10 p. 100 en moins pour le *Maclura*.

En conclusion, des Vers élevés sur *Maclura* non seulement consomment moins de cet aliment mais l'utilisent moins bien que le Mûrier.

2. Cas de deux variétés de Mûrier : Rose et Tonkin

Les différences sont moins importantes, comme on pouvait s'y attendre ; elles sont cependant indiscutables (tableau nº 21).

Les quantités consommées en mg par g frais d'Insecte sont les suivantes :

	Rose	Tonkin
Exp. I	144,9	127,7
Exp. II	186,5	161,2
Exp. III	294,3	226,2
Exp. IV	262,2	224,6
Total	887,9	739,7
Moyenne	222,0	184,9

Soit une différence de l'ordre de 10 p. 100 au profit de la variété Rose.

Les coefficients d'utilisation digestive, par contre, sont à peu près comparables :

	Rose	Tonkin
Exp. I	0,59	0,56
Exp. II	0,62	0,61
Exp. III	0,84	0,84
Exp. IV	0,84	0,87
Total	2,89	2,88
Moyenne	0,72	0,72

Il importe donc de remarquer que les différences observées entre un élevage sur Rose et un autre sur Tonkin (telles que les a fait remarquer la pratique séricicole) sont donc essentiellement dues à *une différence dans la prise de nourriture*, du fait même du comportement des Vers.

Si, pratiquement, la variété Rose donne des résultats supérieurs, ce n'est pas tellement en raison d'une meilleure utilisation par les Vers, mais du fait d'une plus forte consommation. Une étude analytique et individuelle du comportement alimentaire des chenilles aboutit donc à une conclusion analogue à celle de LAMBERT (1802), interprétant les données globales fournies par ses élevages sur variétés différentes.

Il y aurait donc lieu de tenir compte de ces résultats pour la définition d'une variété séricicole de Mûrier, et pour l'application de tests de sélection d'une telle variété.

Au total, que ce soit pour le Ver ou pour le Mûrier, c'est en fait la prise de nourriture qui a servi, plus ou moins consciemment, de base à la sélection. Ce phénomène est donc dans la pratique elle-même un phénomène central.

3. Cas de deux qualités d'une même variété

Les deux qualités considérées ont été feuilles du haut et feuilles du bas de la tige ; on sait (Fraisse, 1953) les différences de tous ordres que ces deux catégories présentent (tendresse, richesse en eau, en matières assimilables...).

L'expérience nous a montré que les Vers à qui l'on distribue de la feuille très mûre ne se comportent pas normalement. Au lieu de se jeter rapidement sur la feuille — temps de latence inférieur à 1 4 d'heure dans le cas normal — ils parcourent la feuille sans l'attaquer pendant de longs moments (1 h chez certains individus). Si bien que la courbe de rassasiement que l'on pourrait construire verrait son maximum décalé dans le temps (1 h 1/4 au lieu de 1 h).

De plus, les quantités mangées en feuille dure sont plus faibles qu'en feuille tendre. Les moyennes exprimées en mg frais par g frais d'Insecte sont de 120 contre 170 pour 2 h d'alimentation, soit 40 p. 100 en moins.

Si l'on soumet les Vers avec lesquels on désire expérimenter à ce sujet à un jeûne préalable, la différence s'abaisse considérablement, et n'est plus en moyenne que de quelques p. 100 (195 contre 200). Comme nous l'avons déjà vu, le facteur jeûne domine tous les autres et nivelle en quelque sorte les conditions du milieu extérieur.

III. — DISCUSSION. CONCLUSIONS

Les phénomènes que nous venons de mettre en évidence soulèvent, quant à leur interprétation, le problème plus général d'une régulation possible de l'ingestion selon la nature de l'aliment.

Il y a lieu de souligner que les animaux utilisés dans nos expériences avaient été jusqu'à celles-ci, élevés *exclusivement* au Mûrier. La baisse de consommation avec le *Maclura* peut donc être considérée comme étant uniquement en rapport avec le changement de régime. Cependant ce facteur n'est pas le seul possible.

D'autres hypothèses explicatives ont été données pour des phénomènes comparables chez les Vertébrés, par exemple l'action favorisante

ou inhibitrice exercée par certaines protéines sur l'appétit en général (Aschkenasy-Lelu, 1951). Dans le cas des modifications notées au cours d'un repas chez le Ver à Soie, nous ne pensons pas qu'un tel mécanisme puisse jouer, parce que cela supposerait une mise en œuvre très rapide (un quart d'heure après le début de l'ingestion). Il semble que pour l'expérience considérée, il s'agisse plutôt d'une plus ou moins grande excitation des récepteurs sensoriels, aboutissant à une réduction marquée de l'appétit.

Ces résultats ont par ailleurs pour nous un grand intérêt ; car les conséquences d'un élevage avec des feuilles de mauvaise qualité sont importantes et généralement attribuées aux seules différences de composition chimique de l'aliment.

Nous pouvons désormais affirmer que les effets d'une alimentation qualitativement anormale ne sont pas uniquement et directement dus à des facteurs chimiques, mais qu'indirectement par le fait du comportement du Ver, ils sont en liaison avec des phénomènes quantitatifs.

La sous-alimentation qualitative est en fait solidaire d'une sous-alimentation quantitative, et d'une façon plus générale la qualité de l'alimentation n'est pas sans rapport avec la quantité ingérée. Ceci concorde d'ailleurs très bien avec des résultats que nous rapporterons plus loin au sujet du déterminisme des mues.

Chapitre X

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES A LA IIe PARTIE

Nous avons étudié dans cette IIe Partie l'action d'un certain nombre de facteurs sur la prise de nourriture. La liste de ceux-ci n'est nullement limitative. En fait, bien d'autres éléments caractéristiques du milieu peuvent jouer un rôle. Nos connaissances sur la physiologie des Insectes en général et les expériences réalisées sur le Ver à Soie lui-même montrent que l'humidité, la pression, l'isolement ou le groupement des animaux (1), etc... sont susceptibles de modifier à des degrés divers, et à des moments précis de la vie larvaire, les grandes fonctions de l'Insecte. Nous n'avons pas envisagé ici ces facteurs, pour plusieurs raisons : d'une part leur considération n'aurait rien apporté de plus aux idées générales que nous avons cherché à mettre en évidence, d'autre part leur étude directe par notre méthode habituelle aurait exigé des moyens matériels assez importants. Une étude indirecte par l'intermédiaire de tests globaux, tels que la croissance par exemple, ne rentrait pas dans le cadre de ce présent travail.

(1) Cf. nos recherches sur l'effet de groupe (Legay et Pascal, 1953).

Nous avons utilisé, au contraire, des indices analytiques portant directement sur les phénomènes à étudier ; pour les principaux d'entre eux, nous nous sommes arrêtés aux définitions suivantes :

l'indice de consommation (Qt) est la quantité totale ingérée en une journée, ou en tout autre temps convenable, exprimée en mg frais ou sec et rapportée à 1 g frais ou sec d'Insecte ; ce poids étant le poids initial.

l'indice d'excrétion (Et) est la quantité excrétée, exprimée en mg frais ou sec par g frais ou sec d'Insecte (poids initial), et rapportée à une période de temps convenable (en général une journée) ;

le coefficient d'utilisation digestive (*C. U. D.*) est le rapport :

$$\frac{\text{poids ingéré} - \text{poids excrété}}{\text{poids ingéré}}$$

il peut être exprimé en poids frais ou sec et doit être établi sur une période de temps convenable et bien déterminé ;

le rendement de croissance (*R. de C.*) est le rapport entre la quantité de nourriture assimilée (poids ingéré-poids excrété) et le gain de poids. Exprimé en poids frais ou sec, il doit également être établi sur une période de temps convenable.

*
* *

En résumé, nous avons montré les faits suivants :

— l'état de nutrition des Vers influe nettement sur la prise de nourriture ; l'effet du jeûne se révèle d'ailleurs comme étant très variable selon les individus ; d'autre part, si le jeûne est suffisamment sévère pour que le métabolisme des Vers soit profondément transformé (utilisation des réserves par exemple), on constate qu'au lieu d'exciter l'appétit des Vers il est accompagné du phénomène inverse ;

— la prise de nourriture varie au cours d'un intermue : en particulier l'indice de consommation évolue de façon cyclique (augmentation, puis diminution) ; il est plus difficile d'estimer les modifications se produisant d'un âge à l'autre ; il semble cependant que la consommation soit d'autant plus forte que le Ver est plus jeune ; enfin on peut évaluer à 10 g l'ordre de grandeur de la quantité de feuille nécessaire à unVer pour se développer de la naissance à sa maturité,

— le sexe présente peu d'incidences sur les indices de consommation ; par contre la variabilité de ceux-ci est plus grande chez les femelles que chez les mâles ;

— la grandeur moyenne de l'ingestion dans un groupe de Vers dépend de la température (Le Q 10 étant de l'ordre de 2,5) ; d'autre part, il est possible d'analyser en détail la façon dont se manifeste sur le comportement alimentaire une variation de température ;

— les modalités de distribution de la nourriture (alimentation continue, discontinue, rythme des repas, etc...) influe sur la prise de nourriture (quantité ingérée, répartition des ingestions) ; nous nous sommes placés dans le cas d'une alimentation continue pendant 24 h, pour estimer, en poids frais et en poids sec, une série de caractéristiques diverses liées à la prise de nourriture, et préciser l'importance du métabolisme de l'eau dans ces déterminations ;

— la qualité de l'aliment modifie sans conteste la consommation des Vers ; nous avons pu vérifier par exemple que la sous-alimentation qualitative est en fait solidaire d'une sous-alimentation quantitative.

***

L'examen de ces résultats nous permet d'affirmer que la prise de nourriture est, de façon indiscutable, *sensible* à toute une série de facteurs.

Les variations très importantes de l'indice de consommation (qui est pourtant une valeur *relative* de la prise de nourriture) prouvent même que cette sensibilité est extrême.

Le déterminisme de la prise de nourriture, *du point de vue quantitatif*, n'est pas simple. Sans doute le nombre de facteurs en jeu est important, mais surtout la valeur relative de ces diverses causes de variations n'est pas égale. Deux sortes de raison rendent compte de cette complexité.

La première est que chaque facteur expérimenté agit de deux façons sur le comportement : d'une part directement et immédiatement par la voie nerveuse, d'autre part indirectement et à plus longue échéance par l'intermédiaire du métabolisme général. Ces modalités ont été particulièrement mises en évidence à propos de la température. Par suite, après un temps d'action suffisant on peut dire que les effets d'un facteur donné sont liés à l'ensemble des modifications qui ont atteint successivement les grandes fonctions.

La deuxième raison que nous invoquerons dans l'interprétation des faits est qu'il existe entre les diverses causes de variations une *hiérarchie* dans l'influence qu'elles exercent. Ainsi dans les conditions moyennes habituelles, le facteur principal est l'état de vacuité ou de réplétion du tube digestif, lorsque celui-ci entre en jeu, l'action des autres facteurs a une part très secondaire dans le déterminisme de l'ingestion.

Dans ce sens nous pouvons dire que le jeûne imposé aux animaux expérimentés *nivelle* toutes les autres conditions du milieu.

Il importe d'insister sur les conséquences d'un tel fait : en effet, quel que soit le soin apporté à la préparation des chenilles devant servir à une expérience, il est toujours possible de ne pas avoir complètement éliminé les variations liées à l'état du tube digestif ; celles ci constituent

alors des variations « parasites » gênant considérablement l'interprétation des résultats. D'où la nécessité, dans bien des cas d'une double expérimentation simultanée, le témoin étant étudié en même temps que le traité, et non avant ou après celui-ci (cf. étude de la température).

D'autre part, dans bien des expériences et dans les conditions naturelles, plusieurs facteurs varient et agissent simultanément. Par suite pour pouvoir interpréter les faits observés, il faut non seulement connaître l'action séparée des divers facteurs, mais aussi leur mise en œuvre commune. C'est pourquoi nous ajouterons quelques remarques.

Cette *hiérarchie* des facteurs qui participent au déterminisme de la prise de nourriture, et dont nous affirmons l'existence, n'est pas fixée une fois pour toutes. Elle dépend, au moins pour certains d'entre eux, de la valeur d'ensemble de ces facteurs. Dans certaines conditions tel facteur passera avant tel autre, dont le rôle était pourtant prépondérant dans d'autres conditions (cf. étude du sexe et de la température).

Ces observations montrent que le déterminisme de la prise de nourriture est plus complexe qu'on ne pourrait le penser, et qu'en fait, il n'exprime pas seulement la somme des facteurs en jeu, mais aussi les interactions qui s'exercent entre eux. L'action simultanée des 3 facteurs, par exemple, ne provoque pas une réaction correspondant à la somme pure et simple de ceux-ci. L'un des facteurs se révèle prépondérant et règle pour la plus grande part le comportement de l'animal. Nous expliquerions ainsi, facilement certains résultats inattendus, qui n'échappent nullement à un déterminisme, à condition d'admettre précisément que celui-ci permet une grande souplesse d'adaptation de la part des animaux.

***

Ces premières conclusions nous permettent d'aborder le problème des mécanismes qui président au *déclenchement* ou à l'*arrêt* de la prise de nourriture sous un jour nouveau. Cette question soulève chez les Vertébrés de nombreuses discussions dont une partie est à notre avis stérile parce qu'elle ne tient pas compte des possibilités d'adaptation des animaux aux diverses circonstances.

Ainsi chez le Ver à Soie nous pensons que dans les conditions moyennes habituelles le mécanisme en jeu doit être assez simple et lié essentiellement à l'état du tube digestif. Il suffit d'admettre l'existence de 2 seuils : l'un supérieur, de réplétion, au-dessus duquel la prise de nourriture est arrêtée, l'autre inférieur, de vacuité, en dessous duquel, la prise de nourriture est déclenchée. Un tel schéma qui suppose l'intervention du système nerveux permet d'expliquer les résultats de la plupart des expériences réalisées, en particulier celle portant sur une alimentation continue.

Il rend également compte du fait que l'ingestion n'est pas liée directement à l'excrétion.

La position exacte des deux seuils qui varie évidemment selon les individus, se trouverait sous la dépendance des facteurs du milieu externe et interne.

Le mécanisme ci-dessus règlerait donc en même temps la quantité ingérée. *Ce schéma explicatif montre bien que la faim est liée à un état du tube digestif beaucoup plus qu'à un besoin de l'organisme.* Le même Ver à Soie qui en liberté, s'alimente toutes les deux heures, serait capable de jeûner plusieurs jours et de continuer ultérieurement son développement après une réalimentation. Et précisément, *lorsque la faim s'accompagne d'un besoin réel, le mécanisme habituel n'est plus valable.* Un Ver qui a été soumis à un jeûne sévère mange moins qu'un autre qui n'aura subi qu'un jeûne modéré. Dans ces conditions qui sont anormales, il est probable que le mécanisme qui aboutit à la prise de nourriture n'est plus sous la seule dépendance de l'état du tube digestif, mais se trouve modifié par le milieu interne dans son ensemble et en particulier par la composition du sang ; l'hypothèse émise pour les Vertébrés selon laquelle la teneur du sang en acides aminés règlerait l'ingestion (cf. in Aschkenasy-Lelu, 1951) se trouverait vérifiée dans une certaine mesure chez un Insecte.

Le fait important — comme nous l'avons souligné sous une première forme à propos des facteurs participant au déterminisme quantitatif de la prise de nourriture – est qu'il n'y a pas, en ce qui concerne le déterminisme de l'acte alimentaire, un *mécanisme* unique. L'être vivant considéré peut au contraire, mettre en œuvre une série de mécanismes qui entrent en jeu selon les conditions. Tel mécanisme qui assure un fonctionnement normal dans les conditions habituelles sera remplacé par un autre dès que celles-ci sortiront de certaines limites.

Les grandes lignes du déterminisme de la prise de nourriture et des mécanismes qui aboutissent à celles-ci sont des caractéristiques communes à tous les Vers, mais la position exacte des seuils de réaction, la sensibilité à tel ou tel facteur, etc... sont des notions particulières à chaque chenille. La variabilité individuelle observée dans toutes nos expériences en est la preuve.

***

Cette variabilité individuelle peut s'exprimer par des *différences quantitatives* entre les diverses mesures de prise de nourriture. C'est le cas le plus fréquent. On peut facilement s'en rendre compte d'après nos tableaux de relevés numériques qui présentent le plus souvent possible

le détail des données individuelles. On notera en particulier que dans les conditions normales la variabilité est plus élevée chez les femelles que chez les mâles. Ceci ne doit pas nous étonner puisque aussi bien la variabilité est de façon générale, liée à la structure génétique de l'individu. Elle est l'expression des différences existant entre tous les individus d'une population, si homogène soit-elle. Cette expression peut s'affirmer, si on s'éloigne des conditions habituelles ; la variabilité s'élève alors rapidement et l'examen des résultats permet de constater alors de véritables aptitudes individuelles.

Si l'on modifie suffisamment les conditions du milieu, la variabilité des réponses est si importante que les différences entre individus peuvent devenir *qualitatives* et porter sur le sens de la réaction lui-même. Par exemple, à température élevée, certaines chenilles mangent plus et d'autres moins qu'à température ordinaire. A ce stade l'étude de la variabilité des résultats se confond avec l'étude du fonctionnement. Elle ne constitue pas une source de renseignements secondaires, mais révèle les mécanismes physiologiques eux-mêmes.

Enfin cette variabilité, dans la mesure où elle est en relation avec les caractères héréditaires du Ver, nous amène à considérer le facteur génétique comme capable, au même titre que les autres facteurs étudiés, de participer au déterminisme de la prise de nourriture. Nous avons pour chacune de nos expériences mis en évidence des variations entre individus ; nous n'avons pas abordé le problème des variations des indices de consommation, selon les lignées.

D'après les données anciennes et globales que nous possédons (par exemple LAMBERT, 1891) l'existence même de celles-ci ne fait pas de doute, mais leur étude serait plus difficile à organiser que les premiers auteurs ne l'ont cru. En particulier, comme nous le signalons tout au long de notre travail, ce qui compte, ce n'est pas la consommation effective mais l'indice correspondant c'est-à-dire une valeur relative tenant compte du poids du consommateur. Il faudrait d'autre part, si les races considérées étaient vraiment très différentes, tenir compte de la vitesse de croissance. Dans ces conditions, il est prématuré de faire porter des recherches sur les variations de la consommation selon les lignées avant d'avoir résolu au moins en partie, une série de questions. C'est pourquoi nous chercherons à les préciser au cours de la III^{e} partie de notre travail. Parmi celles-ci les rapports existant entre la consommation et la croissance nous importent au plus haut point.

TROISIÈME PARTIE

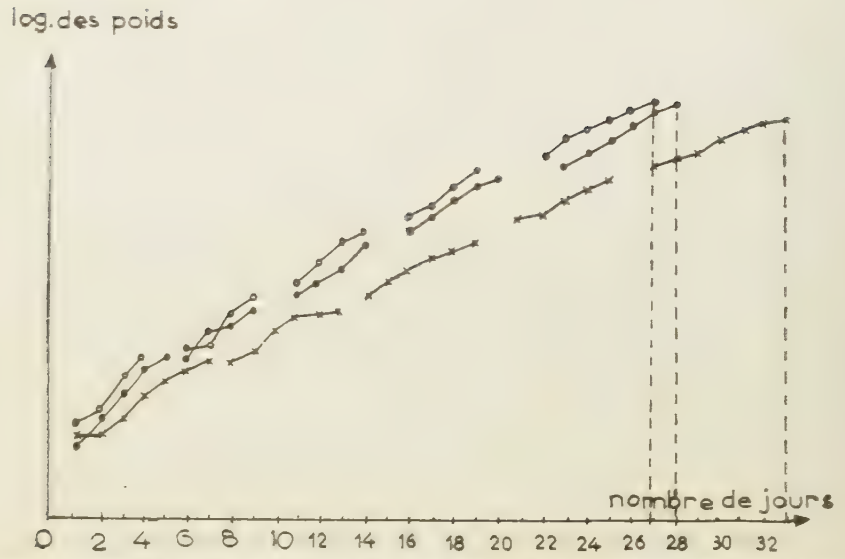
LA PRISE DE NOURRITURE, PHÉNOMÈNE DÉTERMINANT.

Nous avons vu dans la IIe Partie comment la prise de nourriture pouvait être modifiée par un certain nombre de facteurs du milieu et était par conséquent un phénomène contingent. Mais les variations de l'ingestion ne sont pas à leur tour, sans influencer le fonctionnement général de l'organisme. C'est ce deuxième aspect que nous allons aborder.

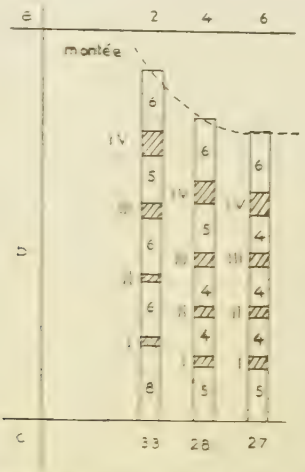
Le phénomène que nous contrôlerons est la croissance. Celle-ci présente des étapes successives marquées par les mues. Leur déterminisme alimentaire, ainsi que les caractéristiques pondérales qui leur correspondent, constituent un premier groupe de recherches dont les deux premiers chapitres de notre IIIe Partie rendront compte. L'étude des rapports de l'ingestion et de la croissance dans la période de temps bien déterminée qui s'écoule entre deux mues fera l'objet du IIIe Chapitre.

Du point de vue expérimental le procédé le plus simple de modifier l'ingestion est de la diminuer, en supprimant toute possibilité d'alimentation pendant un temps déterminé. Nous en userons largement. Nous aurons cependant l'occasion de montrer que la façon dont le jeûne est imposé a son importance.

L'étude détaillée de l'évolution larvaire, en particulier en ce qui concerne la croissance et le comportement alimentaire, nous a permis de mettre au point une méthode de travail précise ; d'une part, nous avons maintenu les conditions d'élevage adoptées une fois pour toutes (température 22°C, 4 repas par jour). D'autre part, nous sommes arrivés rapidement à la conclusion que l'unité jour était, pour la plupart des observations réalisées en cours d'expériences, une unité de temps trop grande dès qu'on voulait tenir compte des modifications liées à la croissance du Ver. L'évolution de celui-ci est trop rapide. Le fait exceptionnel parmi les animaux de laboratoire qui consiste pour le Ver à Soie à pouvoir être réglé du point de vue alimentaire, nous a permis de prendre précisément le repas comme unité. Ce procédé de repérage est d'autant meilleur que la population est plus homogène, résultat que l'on peut justement obtenir dans un élevage de Vers à Soie.



[illegible] — Les courbes pondérales moyennes de Vers à Soie élevés à raison de 2 [illegible] 4 repas par jour, en fonction du temps en jours. [illegible]. Ce graphique est le suivant [illegible] au régime de 2 repas par jour. Il faut plus de temps au Ver à Soie pour franchir les premiers intermues qu'au régime de 4 à 6 repas. Il existe à ce moment une régulation portant sur la *durée des âges*.



[illegible] — [illegible] L.

Chapitre XI

LA PRISE DE NOURRITURE ET LE DÉTERMINISME NORMAL DE LA MUE

Avant d'analyser les relations existant entre l'alimentation et le déclenchement de la mue, nous devons d'abord préciser comment se déroulent les processus normaux et donner immédiatement quelques variations utiles à connaître pour la suite.

Dans les conditions standard nous avons vérifié sur de nombreux élevages que les mues successives se produisent au bout d'un nombre à peu près constant de repas à savoir : 20 à 22 repas pour le premier âge, 16 à 18 pour le deuxième, 16 à 18 pour le troisième, 20 à 22 pour le quatrième, 28 à 30 pour le cinquième ; des compensations légères sont possibles entre les âges, mais le total reste de 100 à 110 repas de l'éclosion au filage du cocon. Ces données qui permettent des analogies avec d'autres Insectes étudiés au laboratoire tel *Rhodnius*, fixent en même temps une base de comparaison pour les expériences ultérieures.

Le rôle dans le développement larvaire du nombre de repas journaliers peut être assez commodément étudié sur le Ver à Soie, puisque ses repas lui sont distribués, et qu'entre ceux-ci il ne peut pratiquement pas s'alimenter de sa propre inititiave, en particulier en raison de la dessiccation rapide de la feuille.

Nous savons d'après notre I^re^ Partie que le rythme de distribution des repas agit sur les quantités ingérées. Nous pouvons nous attendre à des répercussions sur la croissance.

I. — VARIATIONS SELON LE NOMBRE DE REPAS JOURNALIERS

Le schéma expérimental a été le suivant : 3 lots de Vers à Soie que nous appellerons 2, 4 et 6 pour la commodité de l'exposé, ont reçu respectivement 2, 4 ou 6 repas par jour, l'élevage étant réalisé à la température uniforme de 22°C.

A. — Durée du développement (cf. graph. 19 et 20)

Le rythme de 4 repas semble être l'optimum à la température de 22°C, puisque la distribution de 6 repas n'apporte pas d'accélération sensible. Il est bien évident qu'à la température envisagée les processus (histophysiologiques) ont besoin d'un certain laps de temps pour se réaliser et que le rythme de 4 repas correspond à ce déroulement en ce qui

concerne l'économie digestive. On sait d'ailleurs depuis longtemps que la distribution de 6 repas serait avantageuse, mais à la température de 25°C.

Par contre, à la température de 22°, le Ver est très sensible à une diminution du nombre de repas, tout au moins dans les trois premiers âges, puisque pour les deux derniers la durée sera la même dans trois lots.

Nous concluons ici encore que la III^e^ mue sert de limite entre 2 phases distinctes de la vie du Ver à Soie. Ceci est d'ailleurs implicitement confirmé par le résultat des expériences de NAGAMORI (1927) et de BOUNHIOL (1937-1949) sur l'influence de l'alimentation sur le nombre de mues à savoir :

— la sous-alimentation doit commencer avant la III^e^ mue pour aboutir à des quinquemuants en quantité appréciable ;

— la mue supplémentaire est une III^e^ mue *bis*.

Nous n'envisageons d'ailleurs pas ici ce point de vue du nombre de mue, n'utilisant seulement pour les élevages que les premières levées afin d'accroître l'homogénéité des lots (1).

A la fin de la vie larvaire et au cours des métamorphoses, les effets des différents traitements semblent faibles quant à la durée du développement.

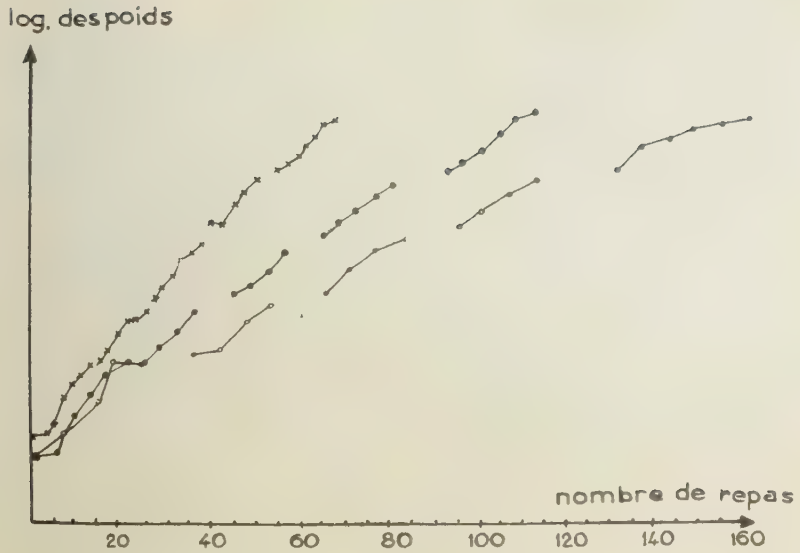
B. — Croissance pondérale (cf. graph. 21 et 22)

De ce point de vue, nous observons un résultat inverse, ce qui est logique. Tout se passe comme si jusqu'à la III^e^ mue le Ver pouvait compenser en partie une faible nourriture journalière par une durée d'alimentation prolongée, ce qui conduit donc à des poids moins éloignés qu'on ne pouvait s'y attendre dans les trois traitements envisagés (20 p. 100 d'écart pour un nombre de repas variant de 2 à 6). Après la III^e^ mue, cette compensation ne pourrait plus se produire : le développement a lieu malgré tout et c'est le poids seul qui en pâtit. Il en résulte que les chenilles du lot 6 ont un poids moyen maximum (4,815 g) plus élevé que 4 (4,686 g) et 2 (3,509 g).

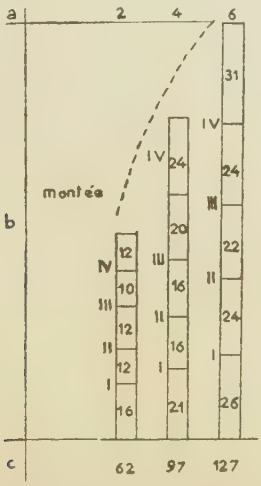
Un Ver qui mange 6 repas mange moins à chaque repas qu'un Ver qui mange 4 ou 2 repas dans le même temps. Cette compensation est nette jusqu'à la III^e^ mue puis s'annule dans les deux derniers âges (à la fin de la vie il peut même y avoir renversement de la situation).

Avant la III^e^ mue, la durée des intermues est sensible à l'alimentation (ce qui corrobore et explique les résultats de BOUNHIOL à propos des quinquemuants) ; après cette mue, le développement semble fixé de façon beaucoup plus rigide. Ainsi le déterminisme des mues n'est donc pas exactement le même tout au long de la vie larvaire. La seule action des hormones de mue ne suffit pas à l'expliquer.

(1) On admet que les 2^e^ et 3^e^ levées toutes conditions égales d'ailleurs, présentent un pourcentage de quinquemuants supérieur à celui de la 1^re^ levée.



GRAPHIQUE 21. — Croissances pondérales comparées de Vers à Soie élevés à raison de 2 (×), 4 (●), 6 (○) repas par jour, en fonction du nombre de repas. La durée des mues a été exprimée en repas fictifs. Coord. semi-log. Ce graphique et le suivant (n° 22) montrent qu'au régime de 2 repas par jour, il faut *moins de repas* au Ver à Soie pour franchir un intermue qu'au régime de 4 à 8 repas ; il existe une régulation portant sur l'*importance des repas*.



GRAPHIQUE 22. — Nombre de repas nécessaires au développement selon le nombre de distributions journalières.

a: nombre de repas journaliers.
b: différents nombres de repas nécessaires au cours du développement larvaire.
c: nombre total de repas distribués.
En chiffres romains : n° des mues

Cependant les résultats ont été établis d'après des expériences où le nombre de repas varie de 2 à 6 par jour. Si on place les Vers dans des conditions plus aberrantes, les effets observés sont eux-mêmes différents. Ainsi nous avons élevé des chenilles du IV^e^ âge à raison d'*un repas par jour* pendant tout cet intermue. Nous remarquons que la mue a lieu à un poids inférieur à la normale (840 mg au lieu de 1 000 mg), ce qui confirme les résultats antérieurs, mais que la durée de l'âge est nettement allongée (ce qui n'est plus en accord avec ceux-ci — 9 jours au lieu de 5 —).

Autrement dit, comme nous l'avons déjà souligné, un mécanisme valable, tant que les conditions restent dans certaines limites, est remplacé ou complété par un autre, si ces limites sont franchies.

Au lieu de réduire le nombre des distributions journalières de repas, on peut au contraire, après une période d'alimentation standard, supprimer complètement toute nourriture.

L'étude de l'influence de l'alimentation sur le développement larvaire du Ver à Soie nous a amenés ainsi à utiliser le jeûne absolu comme méthode d'analyse. Ce procédé assez souvent employé l'a été en particulier par Bounhiol (1938) à l'occasion d'études sur le déterminisme de la métamorphose chez quelques Lépidoptères, dont le Ver à Soie.

Aussi était-il nécessaire avant toute expérience ultérieure de connaître les variations de la résistance au jeûne selon l'âge des Vers, celle-ci étant définie par la période de temps qui sépare l'arrêt de l'alimentation de la mort du dernier Ver expérimenté.

II. — RÉSISTANCE AU JEUNE ABSOLU

Si on étudie des lots de Vers prélevés avant chaque repas, dans un élevage standard, sans se préoccuper des modifications qualitatives qui peuvent affecter ces Vers, on observe que cette résistance au jeûne augmente à partir du début de chaque âge, est maximum un peu après le milieu de l'âge, puis diminue au moment normal de la mue.

D'autre part l'augmentation de la résistance maximum avec les âges successifs est significative : faible pendant les 3 premiers âges, forte dans les 2 derniers.

		I	II	III	IV	V
Ages						
Résistance maximum	Exp. I	11	10	12	15	18 à 30
	Exp. II	10	11	12	18	

Au V^e^ âge, la résistance au jeûne est extrêmement élevée. Certaines chenilles privées de nourriture peu après la IV^e^ mue pendant la période d'alimentation obligatoire, ont cependant survécu 18 jours. Celles prélevées un peu plus tard pendant la période d'alimentation facultative pourront non seulement jeûner un certain temps, mais se transformer en

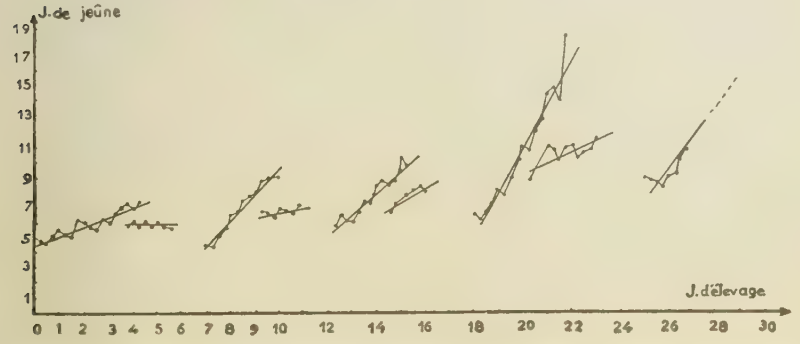
chrysalides, puis en papillons ; au total ces individus auront vécu 30 jours sans prendre aucune nourriture.

Évidemment dans ce cas, du fait même des phénomènes de la métamorphose, l'observation est un peu artificielle ; mais si l'on soustrait au temps total celui de la période nymphale on aboutit à un chiffre qui n'en reste pas moins de l'ordre de 18 jours.

En fait, parmi les Vers mis à jeûner, une partie est capable, à partir d'un moment donné, de muer (nous étudierons le phénomène en détail dans la suite) ; par suite dans la IIe partie de chaque âge, les lots mis à jeûner comprennent deux populations, l'une qui subit le jeûne sans muer, l'autre qui présente une mue au cours du jeûne.

Nous avons donc précisé notre étude de la résistance au jeûne en séparant au fur et à mesure les deux catégories d'individus. Les résultats sont présentés dans 2 tableaux, sous 2 formes : dans l'une nous avons donné les chiffres correspondant à la résistance maximum individuelle notée dans chaque lot (cf. tableau nº 22) ; dans l'autre nous avons indiqué les chiffres correspondant à la mortalité de la moitié des individus (notation analogue à la dose léthale moyenne — D.L.M. — des toxicologistes) (cf. tableau nº 23).

Ces relevés et le graphique nº 23 montrent de façon précise l'évolu-



Graphique 23. Évolution de la résistance moyenne au jeûne absolu au cours de la vie larvaire. Deux éléments de courbe sont figurés à chaque âge : l'un correspond aux Vers ayant subi le jeûne sans muer, l'autre à ceux qui présentent une mue au cours du jeûne.

tion de la résistance au jeûne et indiquent nettement l'existence de 2 périodes très différentes dans chaque intermue.

Le maximum de résistance au jeûne se trouve au moment où les processus histophysiologiques préparatoires à la mue suivante n'ont pas commencé. Passé ce moment, la résistance diminue brusquement dans nos lots en expérience, parce que les processus en question ont épuisé la presque totalité des réserves.

En réalité, chez les Vers normaux non soumis au jeûne, la prépara-

tion de la mue utilise bien les réserves, mais comme pendant cette période le Ver continue de s'alimenter, la situation est différente ; la mue se produit au moment où les processus préparatoires sont terminés et où parallèlement les réserves ont été reconstituées en partie. En partie seulement, car la résistance au jeûne est toujours moins forte au moment des mues qu'au milieu de l'âge précédent.

III. — EXISTENCE DE PÉRIODES DE SIGNIFICATION DIFFÉRENTE AU COURS D'UN INTERMUE

Nous pouvons continuer d'utiliser le jeûne absolu comme méthode d'analyse, dans les mêmes conditions expérimentales que précédemment, mais en portant notre attention sur le déterminisme de la mue, dont nous venons de voir qu'elle peut apparaître chez les Vers ayant jeûné. L'expérimentation a porté sur près de 1 000 Vers pendant les 4 premiers âges et 1 600 Vers au V^e^ âge — et seules les difficultés matérielles nous ont limité — car il est nécessaire de mettre en observation le plus grand nombre d'individus possible : la mue se présente dans une population de Vers à Soie comme un phénomène statistique et certains résultats montrent *a posteriori* quelles erreurs on aurait pu commettre en n'étudiant que quelques individus.

Au cours de chaque âge la mue est susceptible de se manifester au bout de quelques jours de jeûne chez les Vers n'ayant pas ingéré le nombre de repas normal (cf. tableaux n° 24 et n° 25) : après 15 repas au premier âge, après 9 au second, après 9 au troisième, après 12 au quatrième, après 10 au dernier âge. Ces résultats précisent et étendent à tous les stades de la vie larvaire des notions établies par Bounhiol pour les deux derniers âges. Si par ailleurs nous comparons ces chiffres minima avec ceux du nombre total et normal de repas pour chaque âge (cf. début de ce chapitre), nous pouvons calculer les rapports : alimentation obligatoire alimentation normale, les périodes correspondantes ayant été exprimées en *nombre de repas* et non *en durée* comme l'a fait Bounhiol. Les valeurs successives de ces rapports sont indiquées au tableau VIII.

Tableau VIII

Valeurs du rapport $\frac{\text{Alimentation obligatoire}}{\text{Alimentation normale}}$ *pour les âges successifs du Ver à Soie*

Les deux termes du rapport étant exprimés en nombre de repas.

N° de l'âge	I	II	III	IV	V
Valeur du rapport	0,65	0,56	0,56	0,57	0,35

Nous remarquons que la valeur du rapport diminue avec les âges successifs, un Ver jeune semblant avoir besoin de manger davantage pour atteindre sa mue qu'un Ver plus âgé, ce qui est normal puisqu'un jeune Ver a relativement beaucoup moins de réserves.

Un âge donné peut donc se subdiviser de la façon suivante :

— une période A où la mue ne se produira jamais quelle que soit la durée du jeûne auquel les chenilles sont soumises. C'est la période d'alimentation obligatoire de Bounhiol, mais que nous trouvons plus courte que cet auteur ;

— une période B_1 où la mue devient possible, le pourcentage de muants augmentant progressivement ;

— une période B_2 où la mue est également possible, mais à 100 p. 100. C'est pendant cette période que s'accumulent les réserves permettant le jeûne physiologique de la mue. L'ensemble $B_1 + B_2$ correspond évidemment à la période d'alimentation facultative.

Le début de la phase B_1 correspond à un seuil, un moment critique où divers phénomènes histophysiologiques se modifient complètement. Les données histologiques que nous avons obtenues par ailleurs confirment l'existence de ces cycles d'intermues.

Les Vers prélevés au début de la période B_1 sont particulièrement intéressants à observer, parce qu'ils sont plus ou moins proches du seuil. Par suite, dans un même lot, certains Vers vont muer, d'autres pas ; mais tous jeûneront, les premiers ayant un moment de jeûne physiologique, les seconds subissant un jeûne ordinaire expérimental. Or, ce sont toujours et pour toutes les mues, les Vers mués qui meurent les premiers.

Donc, la mue implique une perte de réserves supérieures à celle d'un jeûne ordinaire. Elle doit s'expliquer assez bien par exemple, pour les substances dont les réserves sont utilisées à la formation de la nouvelle chitine.

Les résultats obtenus au dernier âge sont comparables à ceux des autres intermues, mais ils font intervenir des phénomènes spéciaux, tel que le filage du cocon ; ils méritent une étude particulière.

Nous retrouverons bien les périodes déjà notées A, B_1, B_2 mais dans les conditions standard où nous travaillons, nous évaluons la première de ces périodes comme étant beaucoup plus courte que ne l'avait indiqué Bounhiol (1938) (10 repas, soit 2 jours et demi, au lieu de 7 jours). La durée de la période d'alimentation obligatoire rapportée à la durée totale de l'alimentation normale est selon nos expériences de 0,35 au lieu de 0,63 selon Bounhiol ; c'est-à-dire du même ordre de grandeur que les valeurs trouvées par cet auteur pour *Lymantria dispar* et *Galleria mellonella*.

Balli (1938) de son côté, au cours d'expériences concernant les effets de l'inanition sur la reproduction, avait plus justement estimé à 2 jours la période d'alimentation nécessaire à l'apparition ultérieure des premiers

cocons. Malheureusement, les conditions d'élevage n'étaient pas précisées autrement que par sa durée.

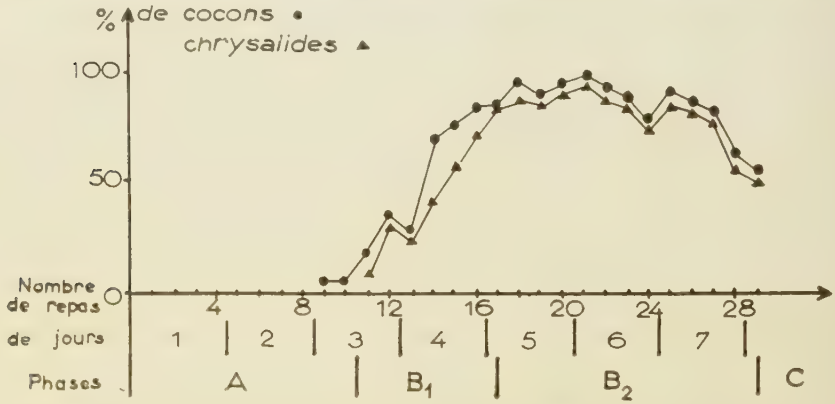
La valeur du rapport ci-dessus est par ailleurs plus élevée chez la femelle que chez le mâle ; parmi les jeûneurs ce sont les mâles qui font leur cocon les premiers et en plus grand nombre ; parmi les jeûneurs qui n'arrivent pas à muer, ce sont les femelles qui meurent en général les premières.

L'étude du comportement des jeûneurs de la période d'alimentation facultative permet également de subdiviser cette période en deux phases successives :

— l'une B_1 pendant laquelle les Vers soumis au jeûne peuvent *filer un cocon sans muer*, la proportion des Vers effectuant la mue nymphale augmentant proportionnellement à la durée de l'alimentation ;

— l'autre B_2 pendant laquelle des Vers soumis au jeûne muent régulièrement après avoir filé un cocon.

Pendant la première phase, le rapport du nombre de chrysalides normales au nombre de cocons normaux a une valeur moyenne de 0,76 ; ce rapport atteint 0,96 pendant la phase B_2 (cf. graph. nº 24). La baisse de



Graphique 24. — Variations du pourcentage de cocons et de chrysalides formés dans des lots de Vers à Soie mis à jeûner au cours du dernier âge. On note la durée et la position des phases successives de l'intermue :

A : phase d'alimentation obligatoire.
B : phase d'alimentation facultative.
C : phase de jeûne physiologique.

la valeur du rapport à la fin de la phase B_2 est due à des causes de mortalité étrangères au facteur expérimenté. La courbe théorique devrait être horizontale. On note enfin que la durée des phases est de l'ordre de 7 repas pour B_1 et de 11 repas pour B_2.

Si le filage du cocon n'est pas obligatoirement suivi de la nymphose, la nymphose est par contre toujours précédée du filage d'un cocon, si

faible soit-il. La quantité de soie émise peut n'atteindre que 40 mg (blaze et ébauche de cocon) et la signification d'une telle excrétion demande à être précisée, en tenant compte des travaux d'Allegret (1951) sur la toxicité de la soie et d'observations sur le comportement des Vers avant toute mue.

Enfin, la date du filage des premiers cocons est toujours la même, à quelques heures près, pour les divers lots de chenilles, autrement dit n'est pas influencée par le moment auquel a débuté le jeûne imposé à des chenilles du dernier âge.

Les chenilles mises à jeûner pendant la période de l'alimentation facultative n'ont pas toutes subi des métamorphoses parfaites. Un certain nombre (2 p. 100 environ sur 1 600 chenilles soumises à des jeûnes variés et 50 Vers témoins extraits d'un lot témoin de 250 Vers) ont donné des hémichrysalides.

En général, les chenilles prélevées au début de la période d'alimentation facultative ont, après avoir filé des cocons minuscules, subi une métamorphose normale pour donner naissance à des papillons nains. Nous avons ainsi obtenu des lots de cocons à poids moyens de 40 mg (1) et des lots de papillons à poids moyens de 46 mg alors que les poids moyens correspondants des témoins étaient de 425 mg et de 331 mg (il s'agit de poids relatifs après conditionnement ce qui équivaut à une dessiccation déterminée).

On peut donc obtenir des imagos 10 fois plus légers que la normale (d'ailleurs parfaitement constitués et aptes à la reproduction), ce qui indique la grande plasticité pondérale du *Bombyx mori* à cette période de son cycle et complète les connaissances que nous avons sur l'obtention d'adultes nains chez les Insectes. A partir de ces poids maxima, obtenus au début de la phase B_1, chaque repas supplémentaire permet aux individus correspondants de donner des cocons et des imagos de plus en plus lourds. Le graphique n° 25 montre l'accroissement progressif du poids du cocon et de l'imago en rapport avec celui de la période d'alimentation.

Les chiffres trouvés pour les cocons sont particulièrement suggestifs ; ils testent pratiquement au cours du dernier âge l'évolution de la potentialité soyeuse de la chenille et correspondent, pour les poids, à la courbe de croissance que nous avions obtenue dans une étude antérieure (Legay, 1949) pour le volume du réservoir des glandes soyeuses.

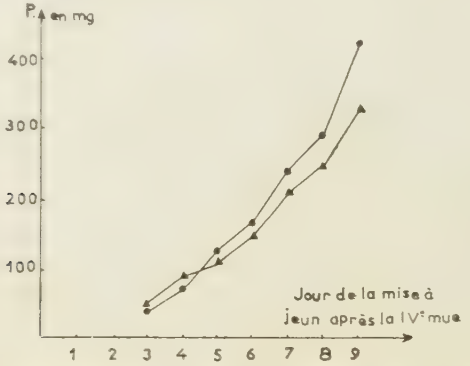
Quant aux papillons, il importe de signaler que leur éclosion s'est groupée en 3 jours, quelle que soit la durée du temps imposé aux chenilles pendant la période d'alimentation facultative ; celui-ci n'influence donc que très peu la durée du développement nymphal.

Si d'ailleurs nous reprenons les observations sur les mues larvaires en

(1) Il s'agit du poids des coques soyeuses.

général, nous notons que les effets du jeûne absolu sur la mue elle-même sont les suivants :

La date d'entrée en mue de la première chenille est à quelques heures près la même dans les différents lots, quelle que soit la durée du jeûne auquel ils ont été soumis, en particulier un jeûneur ne muera jamais avant un témoin. Mais par contre la date d'entrée en mue de la dernière chenille d'un lot de jeûneurs est beaucoup plus tardive que chez les témoins.



Graphique 25. — Evolution pondérale des cocons et des papillons issus de chenilles mises à jeûner au cours du dernier âge.
Poids des cocons : ●
Poids des papillons : Δ.

Par suite, si nous appelons durée de la mue pour une population donnée la période qui s'étend de l'entrée en mue de la première chenille à la sortie de mue de la dernière, on observe que cette durée est d'autant plus longue que le jeûne subi a été plus important (Exemple : à la IV^e mue nous avons noté des retards allant jusqu'à 3 jours 1 /2), alors que chez les témoins la mue est un phénomène groupé de durée précise et relativement courte. Cette ségrégation — ou « déségalisation » en terme séricicole — se produit chaque fois que l'on fait agir un facteur anormal, qui fait ressortir la variabilité individuelle.

Enfin, la durée individuelle de la mue chez les jeûneurs est très sensiblement la même que chez les témoins.

En résumé, le jeûne absolu ne peut en aucun cas avancer la date de la mue, mais peut la retarder nettement, sans que la durée de la mue elle-même soit modifiée.

IV. — LES PHASES DE CHAQUE INTERMUE ET L'ASPECT PONDÉRAL

Lors des études rapportées ci-dessus, nous avons pu comparer les diverses phases alimentaires du point de vue de la *durée*, comme l'avait

fait Bounhiol ; puis du point de vue *du nombre de repas ingérés*, ce qui permettait de voir les phénomènes sous un jour nouveau et de façon plus précise à la fois ; on pouvait se demander si des *comparaisons pondérales* n'aboutiraient pas à des résultats plus homogènes.

C'est donc afin de préciser les rapports pouvant exister entre les poids des individus, les différentes périodes des intermues et le déterminisme des mues que nous avons recommencé une série expérimentale analogue aux précédentes. Nous avons employé les mêmes dispositifs expérimentaux, mais, pour des raisons matérielles, nous avons limité le nombre des prélèvements de Vers mis à jeun à 2 par jour. En revanche, nous avons noté le poids initial des Vers de chaque lot et suivi la baisse de poids consécutive au jeûne chez ces Vers. Après la période d'alimentation obligatoire, deux catégories étaient faites selon que les Vers muaient ou ne muaient pas, et les pesées étaient effectuées séparément dans chaque catégorie.

Les résultats sont présentés au tableau nº 26.

Nous savons qu'arrivées à un certain niveau d'alimentation les chenilles peuvent muer. Si nous faisons un prélèvement le premier jour de la phase B_1, nous trouverons dans ce lot :

des Vers qui ne mueront pas,

des Vers qui mueront.

Les Vers qui muent sont les plus lourds du lot (pas de beaucoup parfois). Mais si, à un niveau d'alimentation un peu plus élevé, toujours en B_1, nous effectuons un nouveau prélèvement, nous trouverons de nouveau des Vers qui muent et des Vers qui ne muent pas.

Les Vers qui muent sont, cette fois aussi, plus lourds que ceux qui ne muent pas. *Mais ceux qui ne muent pas sont eux-mêmes plus lourds que ceux qui muaient au niveau précédent.*

Donc pendant la phase B_1, si l'on prélevait des Vers de poids identiques, il serait impossible dans l'état actuel de nos connaissances de prévoir ceux qui mueront et ceux qui ne mueront pas. La phase B_1 est bien une phase intermédiaire entre les phases A et B_2.

On peut étudier le rapport du poids normal à la sortie de mue, après alimentation normale, au poids à la sortie de mue, après alimentation minimum. Nous avons choisi le moment « sortie de mue » plutôt qu'un autre parce que c'est le seul qui permette des comparaisons sûres. Avant la mue, on n'est jamais certain qu'un Ver qui ne mange plus, ne mangera pas de nouveau après la dernière pesée, d'autant plus qu'avant la mue les dernières prises de nourriture sont très irrégulières.

Le rapport ainsi défini est en réalité extrêmement difficile à déterminer : il s'agit en effet de déterminer un rapport minimum sans pour cela tenir compte d'un cas extrême correspondant à un Ver ayant des aptitudes particulières. Aussi le tableau ci-contre contient-il les chiffres minima

observés, mais en outre ceux qui d'après nous constituent ce que l'on pourrait appeler un minimum normal.

	I	II	III	IV	V
Poids normal	6,05	35,4	219	965	4 779
Poids minimum	4,0	25,2	136	510	1 900
Rapport minimum	0,66	0,71	0,62	0,53	0,40
Rapport minimum	0,66	0,65	0,62	0,53	0,30
normal	à 0,72	à 0,71	à 0,65	à 0,60	à 0,50

Nous concluons que les trois premiers âges présentent des exigences pondérales comparables en ce qui concerne le déterminisme de la mue, mais que les deux derniers diminuent beaucoup ces exigences.

Ce résultat ajoute une preuve de plus à l'affirmation selon laquelle les 3 premiers âges sont des âges où la croissance pondérale est le phénomène fondamental, alors que pour les 2 derniers, contrairement aux apparences, elle est un phénomène secondaire.

V. — CONCLUSIONS

Au cours de ce chapitre, nous avons précisé et étendu les notions de périodes d'alimentation obligatoire et d'alimentation facultative. Pour cela nous avons d'abord établi divers résultats concernant l'action du jeûne absolu, puisqu'il devait constituer notre méthode d'analyse. D'autre part, nous avons abordé la comparaison pondérale des chenilles au cours de ces diverses phases alimentaires. Nous avons déterminé ainsi l'ordre de grandeur des exigences pondérales minima correspondant au déclenchement de la mue. Dans toutes les expériences, nécessaires à ces études, le jeûne imposé était un jeûne absolu et continu ; l'alimentation, dans les périodes où nous la permettions aux Vers, était normale, c'est-à-dire caractérisée par la distribution de 4 repas journaliers.

C'est en effet le déterminisme normal de la mue, qui était le sujet de nos recherches. Mais si, pendant les périodes d'alimentation, nous imposons sous des formes diverses une prise de nourriture anormale, nous posons en fait une nouvelle question, que nous aborderons d'ailleurs dans le prochain chapitre, celle du déterminisme anormal de la mue. C'est précisément la méconnaissance des différents problèmes soulevés qui a conduit jusqu'à présent les auteurs à de grandes difficultés d'interprétation.

Chapitre XII

LA PRISE DE NOURRITURE ET LE DÉTERMINISME ANORMAL DE LA MUE

On sait que le nombre des mues larvaires chez le Ver à Soie n'est pas nécessairement de 4. Certaines races ne présentent que 3 mues, d'autres 5 et même 6 (Nagatano), ces caractères étant héréditaires dans les conditions normales et liés en général à d'autres particularités permettant de les distinguer des quadrimuants par l'examen des chenilles ou des cocons.

Les Vers sur lesquels nous avons expérimenté appartiennent à une race à 4 mues parfaitement stabilisée sous ce rapport.

On a depuis longtemps remarqué que si les conditions alimentaires faites aux Vers pendant les trois premiers âges étaient mauvaises, ces Vers présentaient une mue supplémentaire, une V^e^ mue, qui est d'après Bounhiol (1938) une III^e^ *bis*. Des vérifications récentes de ce phénomène (Fraisse) ont insisté sur le fait que c'était une sous-alimentation qualitative qui en était la cause apparente, si l'on s'en rapporte aux analyses de feuilles correspondantes (exemple, élevage d'automne).

Ce problème, par son aspect qualitatif, sort un peu du domaine que nous nous sommes fixés pour nos recherches, mais nous le rappelons brièvement pour pouvoir le discuter.

D'une part, le fait de faire subir à une population de Vers de mauvaises conditions alimentaires et d'y voir apparaître des quinquemuants n'est pas une méthode de travail permettant de préciser le déterminisme du phénomène et en particulier de connaître les poids de ces quinquemuants aux mues successives.

D'autre part, nous avons déjà vu que l'on ne pouvait séparer la sous-alimentation qualitative d'une sous-alimentation quantitative. Par suite, les études qui tiennent compte d'une mauvaise alimentation (« Bad nutrition » de Morohoshi, 1953) n'ont pas séparé les deux points de vue, comme seule une étude quantitative du comportement pouvait le faire.

Ces premiers résultats nous engageaient à reprendre des expériences de sous-alimentation quantitative en portant notre attention sur le déterminisme des mues.

De même qu'il y a plusieurs modalités possibles dans la distribution de la nourriture aux Vers, il existe différentes façons de sous-alimenter les chenilles. Nous allons en étudier 3 successivement.

I. — SOUS-ALIMENTATION QUANTITATIVE

A. — Sous-alimentation régulière

Le premier procédé consiste à réduire le nombre de repas journaliers et à maintenir ce même nombre chaque jour.

Nous savons à la lumière de nos expériences de comportement alimentaire déjà exposées qu'une sous-alimentation quantitative obtenue par ce moyen est obligatoirement insuffisante en raison de régulations diverses.

Cependant à condition de ne donner qu'un repas par jour, on obtient des effets indiscutables. C'est ce que nous avons réalisé sur des Vers du IV^e^ âge pendant la durée de ce stade. 20 Vers pesés individuellement chaque jour avant le repas ont été expérimentés.

Le tableau des données numériques n° 27 montre que la mue se produit au bout de 10 à 11 jours à un poids nettement inférieur au poids normal, 820 à 840 mg au lieu de 1 000 mg. Nous pouvons interpréter ce résultat, en comparant le tableau n° 27 au tableau n° 26 Nous remarquons qu'il faut 7 jours pleins pour que les Vers atteignent un poids moyen correspondant à la fin de la période d'alimentation obligatoire, c'est-à-dire beaucoup plus que le temps normal (à peine 3 jours) ; par contre, pour aller de ce poids à la mue, il ne faut que 2 jours, c'est-à-dire exactement le même temps que pour l'élevage normal. Autrement dit, la sous-alimentation ne peut modifier la phase d'alimentation facultative, mais peut prolonger celle d'alimentation obligatoire.

On peut d'ailleurs au cours de cette période en exagérant le traitement maintenir les Vers à poids constant. Dans ces conditions on peut déterminer *directement* la valeur de la ration d'entretien.

Nous avons réalisé l'expérience en diminuant progressivement la durée du seul repas journalier jusqu'à ce que les Vers ne prennent pas de poids sur 24 heures. Cette durée, par tâtonnements, s'est révélée être de l'ordre de 1/4 d'heure. Les résultats numériques sont résumés au tableau n° 28

L'examen de ce dernier montre que l'indice de consommation correspondant à la ration d'entretien est au IV^{e} âge de l'ordre de 40 à 80 mg ; or l'indice normal est, rappelons-le, beaucoup plus élevé : de 700 à 800 mg. Sur l'ensemble de la ration c'est donc 6 à 10 p. 100 qui est prélevé pour l'entretien ; le reste est réservé à la croissance.

Nous avons vu également que le Ver à Soie du IV^{e} âge présentait une activité alimentaire se répartissant sur 8 heures environ par 24 heures. On peut donc dire qu'il mange 1/4 d'heure pour assurer son entretien et 7 heures 3/4 pour sa croissance.

Ces chiffres qui sont très significatifs de l'importance des phénomènes de croissance chez le Ver à Soie ne représentent d'ailleurs qu'un ordre de grandeur. En réalité la valeur de la ration d'entretien varie selon de nombreux facteurs ; en particulier *selon que le Ver est soumis depuis peu ou depuis plusieurs jours à cette seule ration d'entretien*. Nous n'insisterons pas sur ces questions qui nous éloigneraient de notre sujet et passerons à la deuxième technique de sous-alimentation que nous voulons étudier.

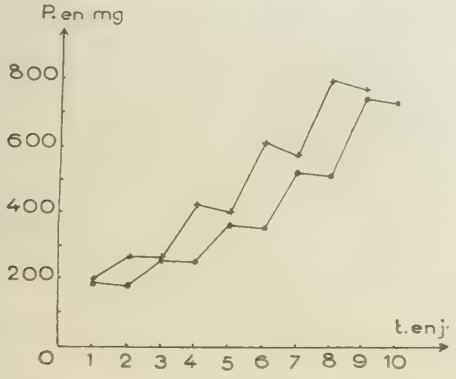
B. — Sous-alimentation intermittente

Le deuxième procédé consiste à soumettre les Vers à des alternatives de jeûne et d'alimentation normale. Des essais anciens montrent qu'on peut faire jeûner les Vers, puis les réalimenter, sans qu'ils en souffrent trop dans l'immédiat. Nous avons exploité cette possibilité en soumettant

nos Vers alternativement à une journée de jeûne absolu, puis à une journée d'alimentation standard (4 repas normaux) et ainsi de suite.

Nous avons appliqué systématiquement ce régime à des Vers du IV^e âge (pendant toute la durée de celui-ci). A la sortie de la III^e mue, il est possible de commencer par un jour de jeûne ou d'alimentation ; nous avons donc expérimenté successivement deux lots, (A) correspondant à la première éventualité, (B) correspondant à la deuxième.

Les résultats (tableau n° 29 et graphique n° 20) confirment ceux obtenus précédemment : élongation de la phase d'alimentation obliga-



GRAPHIQUE 26. — Croissance du Ver à Soie soumis à un jeûne intermittent au 4^e âge (un jour de jeûne, un jour d'alimentation normale). Les résultats sont différents selon que les animaux jeûnent le 1^er jour après la 3^e mue (●) ou ne jeûnent pas le 1^er jour (+).

toire, et par suite de l'intermue tout entier (9 à 10 jours au lieu de 4 jours 1/2), poids inférieur à la normale au moment de la mue (731 pour A, 781 pour B, au lieu de 1 000).

Nous remarquons de plus que les Vers de la série A muent à un poids plus faible que ceux de la série B et de façon moins groupée. Un jeûne imposé immédiatement après la mue, à des Vers dont le tube digestif est déjà dans un état de vacuité anormal en raison de cette mue, a des effets plus marqués qu'un jeûne d'égale durée intervenant sur des Vers ayant repris leur alimentation. Les pertes relatives (rapportées à 1 g de matière fraîche) sont de 41,3 mg pour des Vers mis à jeûner à la sortie de la mue et ne sont que de 26,8 mg pour des Vers ayant eu 1 jour d'alimentation avant le jeûne.

Ces alternatives régulières de jeûne et d'alimentation complètent les expériences précédentes, mais ne conduisent pas à des résultats nouveaux importants parce que ces périodes expérimentales chevauchent celles d'alimentation obligatoire et facultative et que les deux facteurs, agissant selon les cas dans des sens opposés, compliquent l'interprétation

Nous avons donc pensé à faire coïncider les deux phénomènes, à savoir la période d'alimentation avec celle d'alimentation obligatoire et la période de jeûne avec celle d'alimentation facultative. C'est ce qui nous a amené à l'étude suivante.

C. — Sous-alimentation en « chaîne »

Nous avons mis au point la technique suivante de sous-alimentation quantitative ; nous soumettons au jeûne absolu des individus ayant légèrement dépassé la période d'alimentation obligatoire ; parmi ceux-ci une partie effectuera la mue suivante ; immédiatement après celle-ci, nous donnons de nouveau à ces individus une alimentation normale et ainsi de suite à chaque âge. C'est ce que nous appellerons la technique de *sous-alimentation quantitative en chaîne*. Cette technique est un peu délicate aux premiers âges et demande des soins constants, car les individus qui muent après jeûne (cf. nos expériences de résistance au jeûne) sont très sensibles et exigent d'être réalimentés immédiatement. Mais c'est la seule technique avec laquelle on sache exactement ce que l'on fait et qui permet d'aboutir à des données pondérales précises.

Ne sachant pas *a priori* si des chenilles maintenues à chaque âge au minimum d'alimentation pourraient continuer leur développement, nous avons, surtout en ce qui concerne les deux premiers âges, essayé quelques doses croissantes d'alimentation au-dessus du minimum. Nous avons donc expérimenté beaucoup de lots inutilement. Pour donner une idée du déchet expérimental, notons que dans la série J_1B, où nous avons obtenu des résultats, nous étions partis de 250 Vers à la naissance ; à la première mue nous en gardions 117, à la seconde 34 et à la troisième mue 4 seulement. Sur ces 4 Vers, 3 seulement ont atteint la maturité et font l'objet du tableau de données numériques n° 30 (1).

Le résultat important est que ces 3 Vers ont effectué 5 mues. On peut donc arriver à ce résultat par la *seule* sous-alimentation quantitative.

D'autre part, nous observons que c'est au cours des deux premiers âges que le traitement a une influence sur le nombre de mues. Dès le premier âge, le déterminisme est très précis. Il faut que les Vers aient été mis à jeûner au cours de la période transitoire (notre période B_1), pour qu'on obtienne des résultats ; or cette période est courte, il s'agit de quelques repas seulement. Au troisième âge l'alimentation a bien moins d'importance : ainsi $J_1\ BB_3$ fit sa mue naturellement, sans que nous lui ayons imposé aucun jeûne, après 18 repas seulement, c'est-à-dire un nombre de repas qui est inférieur au nombre normal.

(1) D'autres séries expérimentales ont abouti aux mêmes résultats.

Il est presque inutile d'ajouter que les Vers à qui nous n'avions imposé l'alimentation minimum qu'à partir du II^{e} ou III^{e} âge n'ont jamais donné de quinquemuants.

Au point de vue pondéral, nous remarquons que grâce à la sous-alimentation en chaîne nous obtenons aux différentes mues des Vers qui présentent un poids bien inférieur à celui obtenu avec l'alimentation minimum de l'âge correspondant. On peut donc reporter d'un âge à l'autre les effets de la sous-alimentation quantitative.

Mais *pas complètement* cependant, et c'est là un point fort important. En effet, nous n'avons pu obtenir le déclenchement de la III^{e} mue chez des Vers (ayant subi le minimum du I^{er} et II^{e} âge) à qui nous aurions voulu faire subir également le minimum au III^{e} âge.

Nous n'avons pas fait d'expériences statistiques à ce sujet, ce qui demanderait un travail énorme, mais il est à peu près certain que la période d'alimentation obligatoire d'un intermue donné est d'autant plus longue que la sous-alimentation a été plus forte à l'âge précédent.

Enfin si l'on compare aux sorties de mues les poids des quinquemuants aux poids des témoins à la sortie de leurs propres mues, on remarque que le poids de la IV^{e} des quinquemuants est du même ordre de grandeur que celui de la III^{e} des quadrimuants ; que de même le poids de la V^{e} des quinquemuants est du même ordre que celui de la IV^{e} des quadrimuants. On peut par suite considérer la mue supplémentaire obtenue dans nos expériences comme une mue permettant d'aboutir à une III^{e} normale. Cette V^{e} mue est donc physiologiquement une II *bis* ou une III *bis* selon la notation qu'on aura adoptée, c'est-à-dire qu'elle appartient à la première phase de la vie larvaire ; mais on peut la considérer comme une mue intercalaire entre I et III ou comme complémentaire de III.

Le déterminisme d'une mue dépend donc en partie des conditions dans lesquelles se sont effectuées les mues précédentes.

Nous avons dressé un tableau montrant les rapports pondéraux (cf. tableau IX) à chaque mue dans le cas de la sous-alimentation en chaîne, dans le cas de la sous-alimentation indépendante à chaque âge et pour les témoins.

Dans le cas de la sous-alimentation en chaîne, on remarque que le I^{er} âge mis à part, les exigences pondérales sont extrêmement uniformes comparées à celles notées pour les autres procédés de sous-alimentation. Ces exigences qui devraient normalement diminuer, se maintiennent à un taux élevé, parce que les poids initiaux sont trop faibles. Autrement dit, les exigences pondérales d'une III^{e} mue par exemple dépendent non seulement du poids initial, de l'âge précédant, c'est-à-dire en définitive de la valeur relative du poids final, mais encore de la valeur absolue de ce poids (et cette fois c'est toute la croissance antérieure qui est en cause).

Tableau IX

Rapports pondéraux du début d'un stade au début du stade suivant dans le cas :

1° Des témoins, 2° de la sous-alimentation en chaîne, 3° de la sous-alimentation indépendante à chaque âge.

Conditions	N° de la mue				
	I	II	III	IV	V
Sous-alimentation en chaîne (5 séries expérimentales)	9,00	2,80	3,37	4,52	3,64
	9,00	3,27	3,06	3,84	3,47
	9,00	3,27	3,74	4,70	2,68
	10,00	3,16	2,78	4,9	2,85
	10,00	3,42	2,29	5,5	
			2,56		
Témoins	12,00	6,82	4,83	4,34	4,95
Sous-alimentation à chaque âge.	8,00	4,17	3,84	2,33	1,97

Note. — Pour les animaux témoins, et ceux sous-alimentés à chaque âge, la 5e mue est la mue nymphale.

Ainsi dès qu'on cherche à préciser la façon dont agissent les divers facteurs, on s'aperçoit qu'on ne peut pas isoler une mue donnée et en étudier le déterminisme indépendamment de tout le reste de la vie larvaire.

Dans le cas de la sous-alimentation à chaque âge, le rapport du poids final minimum au poids initial diminue d'âge en âge jusqu'à la fin. Dans le cas de l'alimentation normale ces rapports diminuent jusqu'au IIIe âge puis restent stables et même ont tendance à être plus forts à la fin. Pendant cette phase de la vie larvaire, on pourrait donc dire qu'il y a suralimentation dans les conditions normales d'élevage.

Le problème de la suralimentation expérimentale va d'ailleurs être posé ci-dessous.

II. — SURALIMENTATION QUANTITATIVE

Les procédés de suralimentation, que nous avons évoqués aboutissent à des différences quantitatives très faibles. Il semble bien qu'il soit très difficile de suralimenter quantitativement des animaux comme le Ver à Soie, qui mangent probablement toujours au maximum, pour chaque condition expérimentale.

Nous avons tenté, par suite, d'arriver à un résultat par une voie détournée. En effet, on peut considérer qu'il y a sous-alimentation quand, partant d'un poids donné à une mue donnée une chenille atteint à la mue

suivante un poids inférieur à celui des témoins ; par analogie, on peut considérer qu'il y a suralimentation, lorsque ce poids final est supérieur à celui des témoins.

Nous avons cherché à savoir si en élevant des chenilles à une température élevée, on ne parviendrait pas à une suralimentation par disjonction de 2 phénomènes : la prise de nourriture que l'on sait être proportionnelle à la température et la vitesse du développement qui à des températures sublétales n'est peut-être plus proportionnelle à cette température.

Nous avons donc maintenu des chenilles à 30-35° en alimentation continue et à forte humidité pour éviter toute dessiccation due à la température. Nous avons obtenu les résultats suivants.

A la sortie de la I^re^ mue le poids des chenilles a varié de 7,8 à 9,0 mg c'est-à-dire qu'il est resté peu dispersé, et nettement supérieur au poids normal (6 mg) ; à la sortie de la II^e^ mue, grande variabilité : de 55 à 70 mg avec minimum à 42 alors que le témoin est à 35,4 mg ; à la sortie de la III^e^ mue, grande variabilité également de 242 à 540 mg minimum à 167,5 alors que le témoin est à 219 mg.

Autrement dit, après la I^re^ mue pour laquelle nous obtenons des poids supérieurs à la normale, il y a disjonction dans le comportement des Vers : les uns profitent de cette avance de poids, l'améliorent, font leur III^e^ mue à un poids comparable au minimum d'une IV^e^ mue normale et *n'effectuent pas de IV^e^ mue*. Les autres ne tirent aucun profit de leur poids à la I^re^ mue, perdent peu à peu leur avance, finissent par effectuer la II^e^ mue à un poids normal et font une IV^e^ mue.

Il est donc certainement possible d'obtenir des trimuants physiologiquement par suralimentation. Malheureusement du fait du comportement et de la physiologie alimentaire du Ver à Soie, nos procédés ne sont pas assez commodes pour permettre une étude systématique comparable à celle effectuée sur la sous-alimentation. Les résultats acquis montrent qu'il existe probablement une zone précise de poids correspondant au déterminisme de 3 mues, de même que nous avons déterminé la zone de poids correspondant au déterminisme de 5 mues.

Quelques observations de la pratique confirment cette façon de voir. En effet, les anciens bacologues signalent dans les nombreux élevages qu'ils avaient alors la possibilité de visiter l'existence de Vers à 3 mues qu'on appelait parfois « luzettes » (Boissier de Sauvages).

Une interprétation possible de ces Vers à 3 mues est que le hasard des conditions d'élevage ait coïncidé pour ces chenilles avec le déterminisme de 3 mues. La sélection plus poussée de nos races actuelles, en diminuant les possibilités de suralimentation quantitative a également fait diminuer les chances de rencontrer de pareilles chenilles. Nous en trouvons cependant chaque année une ou deux dans nos élevages.

Rappelons enfin que les expériences de suralimentation *qualitative* chez les Insectes ont échoué jusqu'à présent et que les essais de supplémentation anciens et fort nombreux (surtout chez le Ver à Soie), comme les plus récents n'ont pas abouti à des résultats significatifs. Ces expériences confirment ainsi les difficultés physiologiques qui se présentent dans tout essai de suralimentation, quel qu'en soit le but. Elles ne font que traduire notre ignorance des mécanismes réellement en jeu dans ce domaine.

III. — CONCLUSIONS

Nous venons de voir qu'il est possible grâce à des procédés divers de sous-alimentation et de suralimentation, d'agir suffisamment sur le déterminisme des mues, pour arriver à modifier non seulement les caractéristiques pondérales de ces mues, mais encore leur nombre.

Le résultat important qui se dégage de ces expériences est que le déterminisme d'une mue dépend bien des conditions de l'intermue qui y conduit (Chapitre IX), mais aussi de facteurs beaucoup plus lointains.

Or, en définitive, ceux-ci s'expriment, de façon globale, par un poids. On peut donc dire qu'il y a, dans une certaine mesure, un déterminisme pondéral, affirmation qui ne contredit nullement l'existence d'un déterminisme dans la durée des stades. Divers auteurs, craignant une contradiction, pensaient qu'il existait l'un *ou* l'autre de ces phénomènes. En fait, c'est l'un *et* l'autre qui sont révélés par l'expérience. Nous ne pouvons cependant pas conclure à ce sujet avant d'avoir examiné un dernier problème, celui des relations de la prise de nourriture avec la croissance pondérale. En effet, si le poids est un facteur qui entre en jeu dans le déterminisme de la mue, il nous faut chercher à préciser comment ce poids évolue au cours de l'intermue.

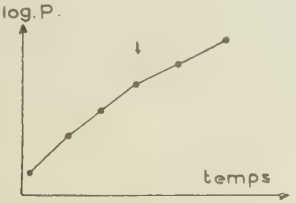
Chapitre XIII

LA PRISE DE NOURRITURE ET LA CROISSANCE

Il est banal de dire que la prise de nourriture est nécessaire à la croissance pondérale, qu'elle la modifie dans une large mesure, ainsi que nous l'avons démontré au moment des mues. Mais il est beaucoup plus difficile de préciser quelles relations existent dans les conditions normales entre ces deux phénomènes. C'est ce que nous allons essayer d'ébaucher dans ce dernier chapitre.

I. — RAPPORTS DE LA PRISE DE NOURRITURE AVEC LA CROISSANCE GLOBALE AU COURS DE L'ENSEMBLE DE LA VIE LARVAIRE

La croissance du Ver à Soie au cours de sa vie larvaire ne se présente pas comme étant régulière de la naissance à la nymphose. En laissant de côté les accidents dus aux mues, nous remarquons que l'allure générale de la croissance qui est la même pendant les trois premiers âges, change brusquement pour les deux derniers. Nous avons mis en évidence l'existence de ces deux phases pour divers organes (1) et considérons qu'il en est de même pour le poids global de la chenille (cf. graph. nº 27).



GRAPHIQUE 27. — Croissance pondérale globale du ver à soie, en fonction du temps. Coordonnées semi-logarithmiques. Les points figurés sur ce schéma correspondent aux poids du ver à l'éclosion et à la sortie de chacune des mues.

La première phase, caractérisée graphiquement par une droite de pente plus forte, est essentiellement une phase de croissance pondérale, la deuxième phase une période de développement déjà orientée vers la métamorphose et la reproduction, période où la larve se modifie qualitativement. Cette interprétation ne s'appuie pas particulièrement sur l'étude de l'évolution des ébauches génitales en tant qu'organes, car ces dernières suivent les mêmes lois que les autres organes, mais sur des considérations nutritionnelles, comme nous l'avons indiqué antérieurement ; en effet, passée la III^e^ mue, les exigences pondérales sont plus faibles, la chenille muera et se nymphosera, même si les conditions alimentaires sont très mauvaises ; c'est le poids, seul qui en pâtira. La phase comprenant les deux derniers âges peut être considérée comme une phase pré-nymphale.

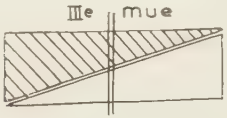
Dans une revue des recherches physiologiques japonaises récentes, MOROHOSHI (1953) interprète la vie larvaire de la façon suivante (cf. graph. 28) :

La première phase est dite de « vegetative growth », la deuxième est dite de « reproductive growth ».

Nous avons vu, à diverses occasions au cours des chapitres précédents, comment l'étude de la prise de nourriture sous ses deux aspects quantitatifs et qualitatifs permettait de caractériser très nettement ces deux

(1) Certaines études n'ont pas été publiées (croissance des ébauches génitales, du système nerveux, modification de cellules sanguines...).

phases. La transformation n'est pas aussi progressive que ne le suggère le schéma de Morohoshi ; sans doute on peut considérer que la fin du



en hachuré : croissance.
en blanc : développement.

Remarque : le mot développement est pris dans le sens évolution morphologique et physiologique.

Graphique 28. — Schéma de l'évolution physiologique au cours de la vie larvaire (d'après Morohoshi).

III^{e} stade constitue une période transitoire, mais la III^{e} mue est réellement un moment critique, séparant 2 périodes pendant lesquelles :

— la croissance a des caractéristiques différentes,

— certains phénomènes physiologiques sont possibles dans l'une, impossibles dans l'autre.

Ces observations, très utiles à la compréhension du développement larvaire du Ver à Soie et à la mise au point de méthodes d'élevage améliorées, sont cependant trop générales pour apporter des précisions sur les relations existant entre prise de nourriture et croissance pondérale. C'est pourquoi nous allons nous placer maintenant dans le cadre plus restreint d'un intermue.

II. — RAPPORTS DE LA PRISE DE NOURRITURE AVEC LA CROISSANCE AU COURS D'UN INTERMUE

Un intermue est pour un Insecte une unité réelle pendant laquelle on peut étudier la croissance avec beaucoup plus de précision que pendant l'ensemble de la vie larvaire. C'est également beaucoup plus commode techniquement.

Depuis une étude que nous avions faite sur les glandes mandibulaires, nous avions remarqué que la croissance logarithmique n'était linéaire que dans son allure générale et qu'en fait, pendant un intermue, il y avait un véritable cycle, nous rappelant des résultats obtenus il y a longtemps chez les Crustacés (Drach, 1939).

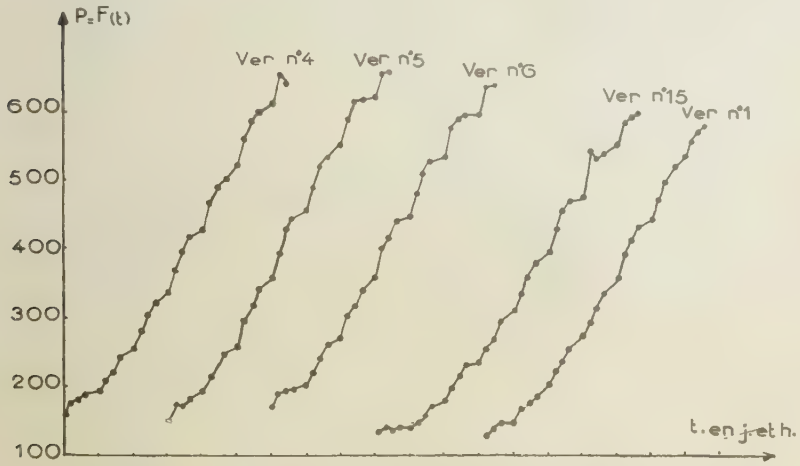
Ce problème nous a paru difficile à régler rapidement et c'est pourquoi nous avons essayé de le reprendre par une autre voie.

Si nous considérons, pour un intermue donné (le IV^{e}) la croissance pondérale globale en fonction du temps (cf. graph. n° 29), nous remarquons qu'une représentation schématique par une seule loi exponentielle n'est pas satisfaisante.

Dès les travaux de Lotka, Huxley et Teissier, on a constaté l'im-

possibilité de représenter toute la croissance par une loi unique. Ce n'est que plus récemment qu'on est arrivé à la même conclusion pour des périodes courtes et apparemment homogènes.

Kavanach et Richards (1942) ont rencontré et analysé mathéma-



Graphique 29. — Courbe de croissance pondérale en fonction du temps. Courbes individuelles. 4 mesures par jour : 6, 11, 16 et 21 heures.

tiquement de pareils phénomènes. En particulier ces auteurs ont cherché à savoir s'il était préférable d'admettre une variation progressive de la pente ou une variation brusque avec « cassure ».

Divers auteurs ont admis et exploité la deuxième hypothèse (ainsi Voy, 1952 et 1953 — sur le phasme). Il nous semble cependant, au moins en ce qui nous concerne, que les données *individuelles utilisées* pour des calculs de signification de cet ordre sont en trop petit nombre pour trancher la question sur un plan théorique.

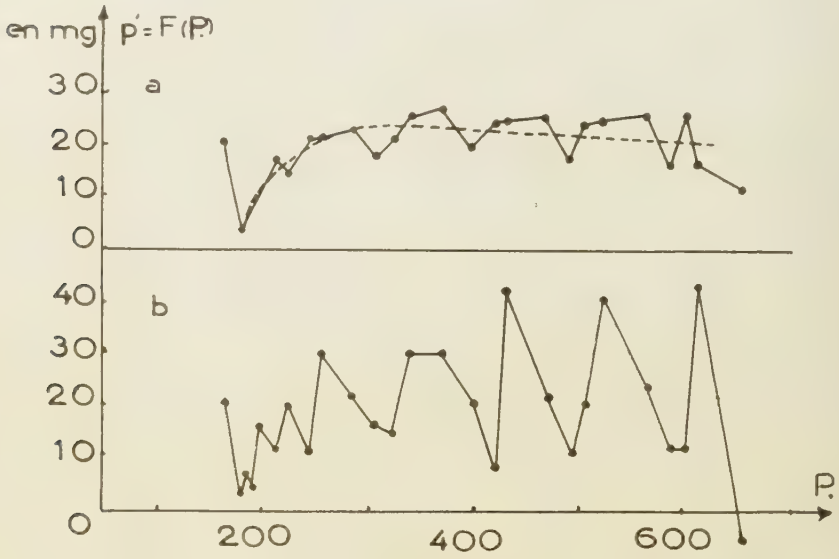
Nous retiendrons seulement un fait certain : la loi de croissance change au cours de l'intermue ; or, nous savons déjà que la prise de nourriture varie et comment elle varie au cours de cette même période. Nous chercherons donc à établir ses relations avec la croissance.

Étude de la courbe $p' = F(p)$

Nous étudierons d'abord les variations de l'accroissement de poids (p') en fonction du poids (p). Ce genre de courbe, correspondant à une équation différentielle possible de croissance, a été assez peu utilisé, et nous paraît cependant d'un grand intérêt (Kostizin, 1937). Il permet de suivre l'intensité de la croissance en fonction de la croissance elle-même indépendamment d'autres facteurs (temps, par exemple).

Le graphique 30 construit pour le Ver nº 4 utilise pour p' les données brutes (cf. graph. 30 *a*) ou les données transformées par la technique des moyennes mobiles appliquées à 3 données successives (cf. graph. 30 *b*), ceci afin d'éliminer les variations gênantes pour l'allure générale de la courbe.

Il y a plusieurs façons d'interpréter ces courbes, cependant à la lumière de ce que nous savons par ailleurs, il nous semble normal de con-



GRAPHIQUE 30. — Courbe $p' = F(p)$. Accroissement du poids en fonction du poids. Courbe individuelle.

a: données transformées par le procédé des moyennes mobiles.
b: données brutes.

clure à une variation de l'intensité de croissance au cours de l'intermue. Cette intensité croît pendant 3 jours environ puis décroît ou reste au moins stationnaire.

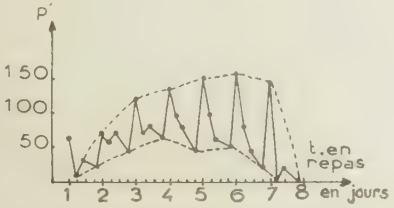
Nous remarquerons au passage que le rythme journalier induit par le jeûne nocturne est visible sur le graphique.

Étude des variations de l'accroissement absolu p' = F (t)

L'accroissement absolu augmente également pendant les 3 premiers jours, puis reste stationnaire. C'est ce qu'indique le graphique 31 construit d'après les données moyennes de 4 individus, aussi comparables que possible. Il apparaît que l'accroissement maximum correspond toujoure au premier repas du matin et l'accroissement minimum au dernier repas de la journée ; que d'autre part pendant la première phase les phénomènes

de prise de nourriture et de croissance sont suffisamment intenses pour qu'au 3e repas de la journée corresponde un regain d'activité. Pendant la 2e phase la chute est franche lors des 4 repas successifs.

On notera enfin que les variations dans l'accroissement absolu augmentent d'amplitude avec les jours successifs de l'intermue.

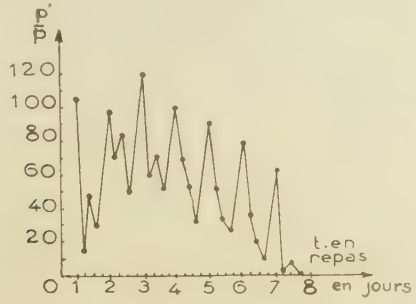


Graphique 31. — Courbe $p' = F(t)$.
Variations de l'accroissement de poids en fonction du temps.

Étude des variations de l'accroissement relatif $\frac{p'}{p} = F(t)$

Le graphique 32 représente les variations de cet accroissement relatif au cours de l'intermue. Il est significatif que cet accroissement relatif augmente pendant les 3 premiers jours, puis chute de façon régulière, dans les jours qui suivent. Les maxima correspondent toujours aux premiers repas de la journée, les minima aux derniers.

Ces diverses représentations graphiques ne sont que l'illustration,



Graphique 32. — Courbe $\frac{p'}{p} = F(t)$.
Variations de l'accroissement relatif de poids en fonction du temps.

sous des aspects différents, d'un même phénomène : la croissance présente deux phases principales distinctes, la première pendant laquelle elle est particulièrement intense, la deuxième pendant laquelle elle l'est beaucoup moins.

Ces deux phases correspondent exactement par leur position aux

phases d'alimentation obligatoire et facultative. Elles sont donc en relation directe avec la prise de nourriture, dont on sait déjà que, en valeur relative, elle subit un cycle d'accroissement et de décroissance au cours de l'intermue (comparer les variations des quantités ingérées — cf. tableaux IV, p. 43, n° 6 et n° 7, p. 146 — au graphique des accroissements relatifs).

Cependant la liaison entre prise de nourriture et croissance n'est pas directe. Chang (1942) admettait qu'il y avait proportionnalité entre les deux phénomènes. Si cette conclusion est acceptable en première approximation, nous pensons qu'en réalité les choses ne sont pas aussi simples.

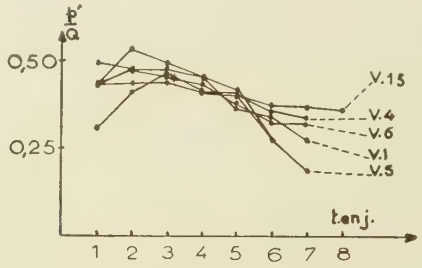
En effet, la croissance au cours d'un intermue ne varie pas seulement avec les variations de la prise de nourriture, car cela supposerait que l'utilisation de l'aliment au cours de la croissance est toujours la même ; or il n'en est pas ainsi.

Nous avons étudié les variations du rapport :

$$\frac{\text{accroissement de poids}}{\text{quantité ingérée}} = \frac{p'}{p} \text{ (cf. graph. 33).}$$

au cours de l'intermue. Ce rapport n'est pas constant : après avoir augmenté ou été au moins stationnaire pendant une première phase, il diminue constamment pendant une deuxième phase.

La prise de nourriture a donc une action déterminante et presque



Graphique 33. — Courbe $\frac{p'}{Q} = F(t)$.
Variations du rendement de croissance (simplifié) en fonction du temps.

directe sur la croissance ; cette action est modelée dans le détail par les variations que subit la transformation des aliments.

Le C.U.D. et le R. de C. ne sont certainement pas constants. Ceci ne doit pas tellement nous surprendre. Ainsi nous savons qu'un certain nombre de caractéristiques biophysiques et biochimiques du milieu intérieur du Ver varient non seulement d'un âge à l'autre mais à l'intérieur même d'un intermue. Par suite les phénomènes de digestion et de nutrition trouvent là des conditions de fonctionnement différentes. Il n'a pas été dans notre intention de chercher des explications chimiques plus

approfondies, mais nous ferons remarquer que non seulement la transformation des aliments peut subir des variations d'ordre quantitatif dans le *rendement*, mais des variations d'ordre qualitatif dans la *nature* des substances produites. En effet, ce que nous avons observé en ce qui concerne les phases d'alimentation obligatoire et facultative, leur rapport avec le déterminisme des mues et la résistance au jeûne, conduit à penser qu'il y a, selon les phases, passage d'un régime à un autre : dans l'un accumulation de produits (réserves et déchets), dans l'autre construction de tissus vivants (multiplication cellulaire, endomitoses...).

III. — CONCLUSIONS

Nous voyons comment en définitive nos derniers résultats s'organisent :

La première phase de l'intermue est une phase d'accumulation (réserves, etc...);

— la résistance au jeûne augmente,

— la mue est impossible,

— la prise de nourriture augmente ainsi que l'intensité de croissance,

— le rendement de croissance reste constant, ce qui est normal, puisqu'il s'agit d'un même phénomène,

— l'accroissement relatif augmente, mais tend vers un maximum, comme une courbe à saturation, ce qui est naturel puisqu'il y a accumulation.

Nos diverses courbes expérimentales s'expliquent très bien. La deuxième phase est une phase de construction (matière vivante);

— la résistance au jeûne diminue,

— la mue est possible, même sans alimentation,

— la prise de nourriture diminue ainsi que l'intensité de croissance,

— le rendement de croissance diminue ; en effet, l'accumulation est le phénomène qui comporte le plus de conséquences pondérales, alors que l'édification de matière vivante (cellules nouvelles ou cellules plus grandes) peut se traduire par des accroissements pondéraux faibles ou même des pertes.

Ainsi la croissance au cours d'un intermue est en fait *le résultat de deux phénomènes qualitativement différents*. Dans une première phase, c'est l'un d'eux qui domine, dans une deuxième phase c'est l'autre ; le changement s'effectue au cours d'une courte période transitoire.

Nous pouvons maintenant reprendre quelques instants nos considérations du début de ce chapitre. La représentation graphique de la croissance (en coordonnées logarithmiques) par deux ou plusieurs segments de

droite de pente différente — ce qui illustre de façon plus ou moins satisfaisante le résultat global — ne doit pas masquer les transformations biologiques profondes qui accompagnent la croissance elle-même. Les variations de pente que l'on noterait dans le cas que nous étudions, entre la période d'alimentation obligatoire et la période d'alimentation facultative, sont essentiellement l'indice d'une transformation qualitative.

Chapitre XIV

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES A LA IIIe PARTIE

La croissance du Ver à Soie peut être considérée sous un aspect quantitatif, strictement pondéral, et sous un aspect qualitatif à savoir l'ensemble des modifications aboutissant à la maturité et à la métamorphose. Dans cette évolution, les mues constituent des étapes que l'on peut caractériser de l'un et de l'autre point de vue. Ainsi les IIIe et IVe mues s'effectuent à des poids très différents de ceux auxquels ont lieu les Ire et IIe mues ; mais de plus, elles n'ont pas la même signification ; elles engagent l'animal dans des processus de différenciation qui préparent directement la nymphose.

Au cours des trois chapitres de notre IIIe Partie, nous avons accumulé une série de faits qui décrivent les modifications incessantes dont les Vers sont le siège et précisent pour un intermue donné les rapports existant entre prise de nourriture, croissance pondérale et déterminisme des mues.

Nous pouvons coordonner et expliquer ces résultats par l'interprétation suivante.

I. — SCHÉMA GÉNÉRAL

La première phase, dite d'alimentation obligatoire, conduit la chenille à un poids précis, qui est déterminé par son rapport avec le poids à la mue précédente, rapport dont nous avons donné l'ordre de grandeur pour les différentes mues. Ce poids à la fin de la première phase peut être atteint grâce à des « traitements » alimentaires variés : la prise de nourriture peut être libre, c'est-à-dire maximum et le poids en question est atteint au bout d'un temps donné ; la prise de nourriture peut être expérimentalement limitée et ce même poids est atteint au bout d'un temps plus long. Ainsi la durée de la phase d'alimentation obligatoire dépend essentiellement de la prise de nourriture. Mais le poids de la chenille à la fin de cette période ne dépend pas des modalités de cette dernière (au moins en première approximation) ; il est une caractéristique de l'intermue considéré.

Quand ce poids est atteint, la préparation de la mue commence ; c'est le moment critique du cycle d'intermue où de nombreux phénomènes changent de sens. Les nouveaux mécanismes mis en jeu sont réglés et coordonnés par la voie hormonale. Nous n'aborderons pas ce problème. Cependant de nombreuses questions se posent : le déclenchement de ces phénomènes est-il en relation avec un certain état physiologique. La composition du sang, sa teneur en tel acide aminé ou en telle autre substance, stérols par exemple (cf. Murao) ? ou avec la pression de certains organes sous l'effet de la croissance ?

Quoiqu'il en soit la phase d'alimentation obligatoire est terminée ; une autre phase commence, dite d'alimentation facultative, pendant laquelle la chenille subit toute une série de transformations qui aboutissent à la mue et dont les plus évidentes sont histologiques (cuticule, glandes exuviales...). La durée de cette nouvelle phase est à l'inverse de la précédente fixée (pour une température donnée) ; parallèlement et par conséquent le poids à la mue va dépendre très directement de la prise de nourriture.

Ainsi, lorsqu'on parle du déterminisme de la mue, il faut d'une part bien préciser de quel déterminisme il s'agit, celui du poids ou celui de la durée des stades. D'autre part et quel que soit le phénomène étudié, le déterminisme de la mue ne constitue pas un seul problème homogène : il y a en réalité un déterminisme de la phase d'alimentation obligatoire et un déterminisme de la phase d'alimentation facultative. Les mécanismes ne sont pas les mêmes. Aussi les caractéristiques à la mue sont-elles un *résultat global* qu'on ne peut expliquer qu'en faisant la synthèse des résultats partiels.

En résumé, *la durée de l'intermue* comprend un temps variable, celui de la phase d'alimentation obligatoire qui dépend du régime alimentaire, plus un temps fixe, celui de la phase d'alimentation facultative.

Le poids à la mue est de son côté constitué d'une fraction fixe atteinte à la fin de la première phase et d'une fraction variable, acquise pendant la deuxième phase et dépendant étroitement de l'alimentation.

De cette façon, tous nos résultats s'interprètent très facilement, de même que ceux obtenus sur d'autres animaux par des auteurs tels que Titschack (1922 à 1926) ou Kopec (1924), auteurs dont les conclusions avaient été nécessairement très vagues. Notre analyse des faits pourrait être appliquée à d'autres Insectes ; il suffit d'émettre l'hypothèse selon laquelle le rapport :

$$\frac{\text{poids minimum à la mue (ou poids à la fin de la I}^{re}\text{ phase)}}{\text{poids à la mue précédente}}$$

n'est pas seulement caractéristique d'un intermue donné mais aussi de l'espèce considérée. Ainsi un Insecte pour qui ce rapport est faible (voi-

sin de 1) est capable de muer à poids constant (exemple, cas de *Tineola*), un Insecte pour qui le rapport est élevé croît de façon considérable entre chaque mue (cas du Ver à Soie).

Les relations ainsi précisées entre prise de nourriture et mue sont évidemment schématiques. Deux ordres de phénomènes viennent en réalité modifier dans leur détail l'allure des résultats.

II. — LA VARIABILITÉ INDIVIDUELLE

Tous les individus d'un même lot, si homogène soit-il, ne présentent pas les mêmes caractéristiques physiologiques. Les expériences ayant pour but l'étude de la résistance au jeûne, ou celles qui cherchent à déterminer exactement la phase d'alimentation obligatoire, montrent à quel point les variations individuelles sont importantes. La variabilité des poids à la fin de la première phase, de même que l'incertitude qui règne pendant la phase transitoire en sont également la preuve.

Ces variations, soulignons-le, portent sur un intermue donné, celui considéré dans l'expérience ; elles ne sont pas nécessairement l'indice d'une aptitude de l'animal à présenter une vie larvaire courte ou longue, un poids final faible ou fort. Autrement dit, on ne peut juger sur un intermue de ce que sera l'ensemble des âges successifs. En effet, il se produit des compensations d'un âge à l'autre et tel individu, qui muait le premier à tel stade, muera dans les derniers au stade suivant. Cette possibilité que nous avons signalée brièvement à propos du déterminisme alimentaire de la mue (Legay, 1952) constitue une difficulté pour les sélectionneurs qui cherchent des animaux à vie aussi brève que possible et ne possèdent pas de tests applicables au cours de la vie larvaire.

Leportois (1950) trouve d'ailleurs pour les différents stades du Phasme une corrélation inverse entre les taux successifs d'accroissement, résultat qui exprime, en fait, un phénomène du même ordre.

Ainsi la variabilité individuelle à un instant donné, n'est pas le fait du hasard ; on peut l'expliquer, au moins en partie si l'on tient compte du passé des individus expérimentés. Ceci nous amène à parler d'un deuxième ordre de phénomènes.

III. — LES CONDITIONS PRÉALABLES

Dans les cas où les animaux étudiés ont été prélevés sur un élevage standard, les différences entre ceux-ci sont faibles et seule une étude biométrique individuelle sur animaux marqués peut aboutir à des résultats valables.

Mais il est possible en plaçant les chenilles dans des conditions d'élevage anormales, sous-alimentation en chaîne par exemple, d'une part d'accuser les différences entre individus, d'autre part de mettre en évi-

dence l'influence qu'exercent les caractéristiques d'une mue sur le déterminisme de la mue suivante.

Ainsi le déterminisme d'une mue pour un individu donné ne dépend pas seulement des conditions expérimentales réalisées à ce moment mais des conditions générales qui ont précédé la période d'observation.

Nous avons vu que le poids avait un rôle important non seulement en valeur relative (rapport avec le poids initial pour une période donnée), mais aussi en valeur absolue. Certains phénomènes ne se produisent que chez des animaux présentant un certain poids. Comment le poids peut-il intervenir dans le déterminisme de ces phénomènes ?

On peut évidemment faire remarquer que l'évolution du poids n'est en définitive que le témoignage de transformations plus importantes et moins visibles. Mais nous pouvons ajouter que d'autres raisons, d'ordre héréditaire, peuvent également expliquer ces faits. Le poids et même la courbe de poids d'un animal, sont des caractères spécifiques et héréditaires. Que les modalités de leur hérédité soient généralement très mal connues ne doit pas nous empêcher d'admettre ce facteur, au moins dans le cadre des conditions générales précédant l'expérience. On se rend d'ailleurs aisément compte de son existence par les difficultés qu'on rencontre à modifier de façon héréditaire le poids d'un animal ou d'un organe de celui-ci.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Après avoir donné quelques indications générales sur le problème posé par le comportement alimentaire du Ver à Soie et la méthode que nous avions l'intention d'utiliser, nous avons montré en premier lieu de quelle façon le phénomène de la prise de nourriture dépend étroitement d'une série de facteurs internes et externes à la chenille. Au fur et à mesure que nous développions nos expériences, les mêmes facteurs ont été étudiés en réalité à plusieurs occasions, dans des circonstances généralement de plus en plus complexes.

Nous ne reprendrons pas le détail des résultats qui ont déjà été exposés lors de conclusions partielles, mais nous rappellerons brièvement l'interprétation que nous avons cru devoir donner des phénomènes principaux.

***

De la Deuxième Partie de notre travail nous dégagerons trois notions importantes :

La première est celle de *hiérarchie entre les facteurs* quant à la part qu'ils prennent dans le déterminisme de la prise de nourriture. De plus

cette hiérarchie n'est pas rigide et la primauté d'un facteur dépend des conditions générales imposées à l'organisme.

La deuxième concerne *l'existence de plusieurs mécanismes* pour un même phénomène. L'un d'entre eux est le mécanisme habituel (1), les autres ne se déclenchent que dans des circonstances anormales précises. C'est ce qui explique la souplesse des réactions d'un individu et ses possibilités d'adaptation ; mais celle-ci est imparfaite et n'assure qu'un minimum compatible avec la vie.

La troisième notion est celle *d'un double déterminisme*, il est en effet possible de distinguer, pour un fait de comportement donné, des causes immédiates et des causes lointaines ; nous entendons par là — d'une part que le même facteur n'entraîne pas les mêmes conséquences selon qu'il agit depuis quelques minutes ou depuis quelques jours — d'autre part que la réponse d'un individu à l'action d'un facteur donné dépend non seulement de celui-ci, mais aussi de l'ensemble des conditions présentes et passées.

Telles sont les conclusions que nous pouvons tirer d'une analyse détaillée du déterminisme de la prise de nourriture. Cependant les phénomènes n'ont été précisés que progressivement et il ne paraît pas inutile de commenter ici certains de nos résultats.

Ainsi l'état de jeûne plus ou moins marqué des chenilles sur lesquelles nous expérimentions s'est révélé un facteur de première importance (Chapitre IV). Chez des animaux ayant jeûné, *la faim seule* se manifeste sous forme d'un tropisme alimentaire brutal, alors que dans les conditions normales, le Ver à Soie est capable *d'appétit*, c'est-à-dire d'un phénomène où le psychique s'est introduit (Trèmolières, 1950) et qui est caractérisé par la possibilité d'un choix. Ce choix peut s'exprimer sous une forme quantitative (cf. Chapitre IX) mais aussi de façon qualitative : dans des expériences que nous rapporterons par ailleurs et où des Vers normaux étaient mis en présence simultanée de rondelles de feuille de *Maclura* et de Mûrier, seul ce dernier aliment était attaqué. Par contre des animaux ayant jeûné et placés séparément devant des aliments de qualités différentes mangent autant de l'un que de l'autre.

Nous ne pensons pas par suite qu'il y ait indépendance du choix des aliments vis-à-vis des besoins sur le moment comme l'a dit Katz. Mais évidemment tout dépend *du degré d'acuité de ces besoins* et de la *forme alimentaire*.

Nous avons montré que des chenilles subissant des jeûnes de plus en plus sévères ont des réactions quantitatives qui varient avec ces conditions (Chapitre IV). Il serait aisé de montrer qu'il en est de même dans le domaine qualitatif. De plus, il faut distinguer le cas d'un *besoin général* de

(1) C'est-à-dire correspondant aux conditions standard d'élevage définies au Chapitre I.

l'organisme consécutif à une période de jeûne, par exemple, et le cas d'un besoin *partiel* consécutif à un régime carencé ou déséquilibré par rapport au régime normal. Nous avons constaté (Chapitre IX) que la qualité de l'aliment pouvait régler immédiatement la consommation. Par ailleurs, les expériences de consommation ou de choix alimentaires ne nous paraissent avoir un sens que si l'on présente aux animaux des aliments habituels et non des substances pures que ceux-ci n'ont aucune chance de rencontrer dans la nature et pour lesquelles un comportement inné n'est pas préparé. On pourrait avoir dans ce domaine les mêmes surprises que lorsqu'on est passé de l'étude du comportement au laboratoire à l'étude du comportement dans le milieu naturel (cf. les travaux de LORENZ in CHAUVIN, 1951).

Le comportement alimentaire évolue avec l'âge de la chenille (Chapitre V) et en particulier la valeur relative de la prise de nourriture varie avec le cycle d'intermue. Nous pouvons ajouter (Chapitre XIII) que ces variations sont en rapport direct avec la croissance générale ; ainsi, l'évolution du comportement alimentaire est bien synchrone de celle des organes (cf. GUILLAUME, 1947). Le temps physiologique pour le Ver à Soie est par suite une grandeur à deux dimensions, l'une étant le numéro du stade, l'autre l'âge dans l'intermue.

Des variations de la prise de nourriture en fonction du temps peuvent être mises en évidence sur des périodes plus courtes que l'intermue à savoir la journée (Chapitre VIII). De telles variations de l'appétit signifient que la position des seuils de réplétion et de vacuité dépend de modifications *régulières* du milieu intérieur. Notons que ces dernières n'influencent pas l'excrétion. D'ailleurs, chez le Ver à Soie, ce phénomène se disjoint nettement de l'ingestion, en ce qui concerne le comportement de l'animal.

De toute façon, ces variations de l'appétit, notées chez des animaux placés en alimentation continue au moment de l'expérience, posent de nombreux problèmes.

La technique d'élevage imposée jusqu'à l'expérience influe certainement sur les résultats. Il serait intéressant de recommencer les mêmes observations sur des animaux élevés différemment (2 repas, 4 repas, alimentation continue) depuis leur naissance.

D'une façon générale le milieu intérieur des Invertébrés varie de façon plus considérable que chez les Vertébrés, ne serait-ce qu'en raison de l'absence de régulation thermique (1). En plus des facteurs internes habituels, sexe par exemple (cf. Chapitre VI), il faut tenir compte des facteurs externes, qui, chez les Vertébrés, ne modifient pas profondément la physiologie des grandes fonctions, alors qu'ils sont parfois prépondérants chez les Insectes. Nous avons vu combien les variations de température pou-

(1) Cl. BERNARD avait prévu ces difficultés, qu'il signale en discutant la notion du milieu intérieur. Introduction à l'Etude de la Méd. Exp. IIe Partie, Chap. II, paragr. 2.

vaient avoir des conséquences importantes : non seulement elles font éclater l'apparente homogénéité d'un groupe d'individus en révélant des réactions individuelles très différentes (Chapitre VII), mais elles sont également capables de modifier le fonctionnement dans son ensemble : ainsi à basse température (12-13°C) il n'y a pas prise de nourriture alors qu'il y a toujours mouvement des chenilles, contraction du vaisseau dorsal, etc..., à haute température (35-37°C), il y a au contraire suralimentation (Chapitre XII).

***

Si, comme nous venons de le voir, la prise de nourriture est déterminée par un ensemble de facteurs élémentaires, elle est à son tour déterminante pour des phénomènes plus complexes, tels que la croissance.

De la Troisième Partie de notre travail, nous retiendrons les résultats qui concernent le déterminisme alimentaire de la mue.

Celui-ci comprend en fait deux déterminismes partiels : la période de l'alimentation obligatoire est caractérisée par un poids final précis et par une durée variable qui dépend de l'alimentation ; la période d'alimentation facultative présente au contraire une durée fixe et un poids final qui dépend à son tour de l'alimentation.

Ainsi selon les moments de l'intermue, la prise de nourriture constitue ou non le facteur principal de la durée de développement ou de la croissance pondérale de la chenille. Les conséquences de ce fait intéressent particulièrement l'interprétation de la croissance au cours de l'intermue : les deux périodes successives qu'on peut y mettre en évidence sont qualitativement différentes et impliquent des lois de croissance également distinctes.

L'ensemble de ces résultats nous amène à insister sur une première impression qui se dégage de nos recherches, à savoir la complexité des faits observés et des mécanismes invoqués. Sans doute est-elle une caractéristique commune à tous les phénomènes biologiques [1], mais nous pensons qu'elle se réalise de façon particulièrement tangible chez les Insectes, dans la mesure où ils sont plus que tout autre dépendants du milieu extérieur. Dans ces conditions la gamme des facteurs susceptibles de jouer un rôle est très large : elle va, chez le Ver à Soie, jusqu'aux modalités de distribution de la nourriture.

Non seulement, donc, le nombre des variables est grand, mais la liaison entre celles-ci n'est pas rigide. Nous avons parlé d'une hiérarchie entre facteurs dans des conditions données, mais nous avons montré que le fac-

(1) « ... Il faut reconnaître que le déterminisme dans les phénomènes de la vie est non seulement un déterminisme très complexe, mais que c'est en même temps un déterminisme qui est harmoniquement hiérarchique. »
Cl. Bernard. Introduction à l'Etude de la Méd. Exp. IIe Partie, Chap. II, paragr. 1.

teur prépondérant n'était pas toujours le même selon les conditions générales. Il s'agit d'un véritable problème de *dominance*. Il est même tentant de pousser l'analogie avec le problème correspondant en Génétique un peu plus loin que l'emploi d'un terme commun. On peut se demander si, au moins dans certains cas, le premier fait ne pourrait servir de base à l'explication du second.

Nous pensons qu'il faudrait également invoquer ce phénomène de dominance, pour rendre compte des expériences de comportement — autre qu'alimentaire — où, de la même façon, les réactions des animaux changent de signe selon les conditions.

Enfin, un autre facteur de la complexité des mécanismes réside dans l'action simultanée ou successive de causes immédiates et de causes lointaines ; pour le déterminisme de la prise de nourriture les premières interviennent par l'intermédiaire du système nerveux, les secondes par celui du métabolisme général.

Il en résulte alors, de la part des animaux étudiés, des réponses très nuancées dont l'interprétation n'est pas facile.

* * *

En particulier, cette complexité dans le déterminisme des phénomènes s'accompagne tout naturellement d'une grande *variabilité individuelle* dans les réactions de nos animaux. Les données numériques que nous avons présentées dans une série de tableaux le prouvent amplement.

En effet, plus le déterminisme d'un phénomène est complexe, plus les conditions individuelles sont différentes. D'autant plus — et c'est un point important — que les conditions de l'expérience en cours ne sont pas seules à compter ; c'est tout le passé de chaque individu qui peut jouer un rôle. Ainsi s'expliquent les résultats de la sous-alimentation en chaine (cf. Chapitre XII). Nous pensons qu'il n'a pas été tenu suffisamment compte de cette notion. Il est particulièrement suggestif de noter par exemple que la valeur de la ration d'entretien n'est pas la même selon que les animaux sont pour la première fois à ce régime ou depuis plusieurs jours.

Le passé récent d'un individu n'est sans doute pas seul à expliquer cette variabilité qui accompagne tous nos résultats expérimentaux. La structure génétique de chaque individu, en particulier sous l'influence de la première génération parente, n'est pas un facteur à écarter *a priori*, comme on serait tenté de le faire en notant la remarquable homogénéité morphologique des Vers à Soie observés, ainsi que l'état de consanguinité assez étroit dans lequel ces animaux se trouvent. Les faits sont là cependant, et si des chenilles réagissent dans des sens opposés à une variation de température, la recherche des causes dans le passé récent des individus n'est pas suffisante.

Dans un même ordre d'idées, des résultats de Reynolds (1945) et de Leclercq (1950) sur des Insectes différents impliquent, à des degrés divers, l'existence d'une hétérogénéité génétique des populations étudiées.

*
* *

Cette remarque est d'ailleurs pour nous l'occasion de souligner que les nombreux problèmes que nous avons soulevés à l'occasion d'une étude physiologique chez le Ver à Soie ne sont pas particuliers à cet animal et débordent même le cadre des Invertébrés.

D'une part, nous ferons remarquer que des recherches du type de celles que nous présentons sont également en cours sur d'autres animaux domestiques très différents de notre chenille, puisque appartenant aux Vertébrés supérieurs (bovins, porcins, volailles...). Les études minutieuses qui consistent par exemple à déterminer à l'herbage le rythme prandial d'une vache en suivant les variations en fonction du temps du nombre de « coups de langue » (ou de tout autre critère) ressemblent de façon saisissante à nos mesures de prise de nourriture quart d'heure par quart d'heure pendant 24 heures.

Ce parallélisme n'est pas le fait du hasard. L'amélioration des animaux considérés, dans un sens utile à l'Homme, est arrivée, dans l'état actuel de nos connaissances, à un palier. Pour le franchir, il faut que la physiologie elle-même fasse des progrès sensibles ; et c'est, en définitive, sous l'impulsion des exigences pratiques qu'un courant de recherches nouvelles se développe dans le domaine de la nutrition.

Il est bien évident que la création de lignées d'animaux présentant des qualités particulières serait sans portée pratique si les conditions d'élevage — au premier rang desquelles l'alimentation — n'étaient parallèlement précisées et améliorées.

D'autre part, si les questions posées sont du même ordre chez un certain nombre d'animaux bien différents, il est important de souligner que les premiers résultats enregistrés sont également comparables.

Ainsi, l'expérience acquise sur le Ver à Soie doit servir à améliorer rapidement nos connaissances sur l'ensemble des Insectes parce qu'il est plus facile à expérimenter que la plupart d'entre eux, mais elle peut également, en étendant le domaine de la physiologie comparée, aider à la résolution de problèmes qu'il serait souvent malaisé d'aborder sur un autre matériel.

SUMMARY

ON THE FEEDING OF THE SILKWORM

(Quantitative data on the physiology and the eating behaviour).

After we gave some general indications on the problems brought up by eating behaviour of the silkworm and our method of study (First Part), we gave the definitions of a certain number of analytical indices that we intended to use, especially of *the consumption index* which gives the total quantity ingested during a day (or any suitable lapse of time) expressed in fresh or dry mgs and in connection with one gram of fresh or dry Insect (initial weight). In the same way we defined the idea of excretion index, coefficient of digestive utilization and growth yield.

We showed in the Second Part how much the feeding phenomenon was linked with series of inner and outer factors for the caterpillar. Briefly, we stated the following facts :

— the conditions of nutrition of the silkworm has a fair influence on its food consumption; fasting has a very different effect according to the individuals; on the other hand, if the fasting is strict enough for the silkworm metabolism to be deeply changed for example utilizing the stores, it is noticed that instead of whetting the appetite of the silkworm, it brings about the opposite phenomenon.

— the food consumption varies during one instar : especially the consumption indice develops in a cyclic way (increasing then decreasing); it is more difficult to estimate the modifications occuring from one stage to another; it seems however that the consumption is the strongest when the worm is the youngest. At last, we can estimate that about 10 grams of mulberry leaves are necessary for a worm to develop from birth to adult stage.

— the sex shows little influence on consumption indices; on the contrary the variability of the latter is bigger for the females than for the males.

— the average quantity of ingestion in a group of worms depends on the temperature (Q 10 being 2,5 or so); moreover it is possible to analyse in detail how much a temperature variation influences the individual alimentary behaviour.

— the way of distributing the food (uninterrupted, interrupted nourishment, meal rythm, etc.) influence the food consumption (ingested quantity and its distribution); we took as an example the case of an uninterrupted feeding for 24 hours in order to evaluate in fresh and dry weight series of different characteristics linked to the food consumption and to define the importance of water metabolism in this determination.

— the quality of the food unquestionably modifies its consumption by the silkworm; we were able to check, for example, that a qualitative undernourishment is in fact linked together with a quantitative undernourishment.

As soon as we developed our experiments, we studied several times the same factors, under circumstances generally more and more complex. This is the reason why we were able to bring out some essential general ideas :

The first one is the idea of *hierarchy between the factors* about the part they play in the determinism of the food consumption. Moreover, this hierarchy is not rigid and the primacy of the factors depends on the general conditions imposed on the organism.

The second one is concerned with *the existence of several mechanisms* for the same phenomenon. One of them is the usual mechanism (1), the other occurs but under definite abnormal circumstances. That explains the flexibility of the reactions of an individual as well as its potential adaptability. However, this adjustment is defective and allows nothing but a minimum, consistent with life.

The third idea is the idea of a *double determinism* : it is effectively possible to differenciate for a given fact of behaviour, an immediate cause and remote ones that is to say on the one hand that the same factor does not incur the same consequences according as to whether it operates for some minutes or or some days; on the other hand, the answer of an individual to the action of a given factor depends not only on this factor but also on the whole of the present and past conditions.

At last, our results enable us to put in a rational way the question of the dependance or of the independance of the choice of the feeding stuffs regarding the immediate needs. It is our opinion that the experimental answers depend *on the acuteness of these needs* and on the alimentary aspect. Effectively, on the one hand it is necessary to make the difference between the *general need* of the organism after a long period of fasting and a *partial need* after a diet deficient or unbalanced compared with a normal diet. On the other hand, experiments of consumption of or choice of food mean something only when the animals are offered the usual feeding stuffs and not pure substances which they have no chance to meet under natural conditions and for which no innate behaviour can be expressed. In this matter the same surprises could be reserved as the ones that occured when they passed from the laboratory study of behaviour to the one in the nature.

We saw in the first chapters that food consumption is defined by several elementary factors, it determines at its turn more complex phenomena such as growth.

From the third part of our work we shall keep the results concerning *the alimentary determinism of the molt.*

The latter is not simple, and includes in fact two partial determinisms; the necessary feeding period is characterized by a definite final weight and by a variable duration depending on the consumption; on the contrary, the facultative feeding period offers a definite duration and a variable final weight depending on the consumption.

Thus, according to the moments of the intermolt, the food consumption is or is not the chief factor of the development duration of the growth in weight of this caterpillar. The consequences of this statement particularly interest the growth interpretation during the intermolt: the two successive periods for which it is possible to give evidence are qualitatively different and involve growth laws equally distinct.

On the whole, our results show the complexity of the phenomena determinism and the importance of the individual variability concerning the reaction of our animals. The two facts are linked together and if we want to explain in detail the experimental data it is necessary to take account of the past of the studied individuals, not only in what concerns the action of differenciation exerted by the outer factors but also of the specific genetics structure of these individuals.

(1) That is to say corresponding to the standard conditions of rearing.

This heterogeneity of the physiological characteristics showed by apparently very comparable worms is not bounded to the nutrition field (it extends to other functions, some of which have economical incidences); its very existence sets many a problem but gives hope for material improvement for the utilitarian purposes of Man.

РЕЗЮМЕ

Взятие корма у тутового шелкопряда (*Bombyx Mori* L.).

Ж. М. ЛЭГЭ (Шелководческая исследовательская станция — г. Алэс —)

В первой части (материал и методы) делается определение и обсуждение серии признаков позволяющих характеризовать взятие корма.

В второй части, изменения взятия корма, явление случайное, изучены в зависимости от некоторых внешних или внутренних факторов, выбранных из-за их важности (состояние, сытности, возраст, пол, температура, модальности, распределения). Испробовано одновременное действие различных факторов и обсуждение результатов приводит к понятию между их иерархией.

В третьей Части, взятие корма рассматривается как решающий фактор роста и линьки В частности, установлено, что кормовый детерминизм линьки состоит фактически из двух частичных детерминизмов : период обязательного кормления характеризуется определенным конечным весом и непостоянной продолжительностью в зависимости от потребления; период возможного кормления имеет, напротив, определенную продолжительность и конечный вес непостоянный, зависящий, в свою очередь, от потребления. Итак развитие тутового шелкопряда между линьками имеет две фазы, качественно различные.

ZUSAMMENFASSUNG

DIE NAHRUNGSNAHME DER SEIDENRAUPE
(Quantitative Angaben über Physiologie und Verhalten bei der Nahrungsaufnahme).

Im ersten Teil (Material und Methoden) werden eine Reihe von Bezeichen bestimmt und besprochen, die es ermögliche, die Nahrungsaufnahme zu charakterisieren.

Im zweiten Teil werden die Variationen der Nahrungsaufnahme untersucht und zwar im Zusammenhang mit einigen aüsseren oder inneren Faktoren, die nach dem Grade ihrer Wichtigkeit ausgewählt wurden (Ernährungszustand, Alter, Geschlecht, Temperatur, Art und Weise der Futterverteilung, Futterqualität). Die gleichzeitige Wirkung mehrerer Faktoren wurde experimentell untersucht und, durch Darstellung der Ergebnisse, erhielt man eine Rangordnung dieser Faktoren.

Im dritten Teil wird die Nahrungsaufnahme als ein das Wachstum und die Häutung beeinflussender Faktor betrachtet. Im besonderen wird Stellung genommen dazu, dass der Ernährungsdeterminismus der Hautung in Wirklichkeit aus zwei Teildeterminismen besteht : die Periode der Zwangsernährung

wird durch ein genau bestimmtes Endgewicht und eine veränderliche Dauer, die sich nach der verzehrten Futtermenge richtet, charakterisiert. Die wahlfreie Ernährungsperiode dagegen wird durch eine festgelegte Dauer und ein veränderliches Endgewicht, das seinerseits von der verzehrten Futtermenge abhängig ist, gekennzeichnet. Die Entwicklung der Seidenraupe besteht somit zwischen zwei Häutungen aus zwei qualitativ verschiedene Phasen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1910. Anonyme. — A general report of sericultural Investigations. *The Imperial Sericultural Institute*, 1910.

1915. Acqua. — Ricerche sperimentali sui processi digestivi della larve del filugello. *Inf. Seriche*, A. II, nº 22, p. 580-81, Roma 1915.

1951. Allegret. — Retard de la nymphose chez *Galleria mellonella* L. après la sécrétion du cocon. Influence de l'alimentation. *C. R. des séances de l'Acad. des Sci.*, p. 441-443, **233**, séance du 30 juillet 1951.

1951. Allegret. — Influence de la rétention expérimentale de la soie sur la métamorphose de *Bombyx mori* L. C. R. *séances de l'Acad. Sci.*, p. 268-270, **232**, séance du 15 janvier 1951.

1951. Aschkenasy-lelu (P.). — L'ingestion alimentaire en fonction de la composition du régime. Application à la régulation du besoin azoté chez le rat. *Ann. de la Nutr. et de l'Alim.*, vol. V, nº 4-5, p. 453-84, 1951.

1938. Balli (A.). — Osservazioni biologiche sulla inanizione nel *Bombyx mori* L. *Rivista di Biologia*, Perugia, **25**, 1938.

1763. Boissier de Sauvages. — Mémoires sur l'éducation des Vers à Soie. *Nîmes, Grande Libr.*, 1763.

1937. Bounhiol (J. J.). — Mue surnuméraire chez le Ver à Soie élevé dans des conditions normales. *C. R. Soc. Biol.*, **124**, p. 1123, 1937.

1938. Bounhiol (J. J.). — Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères (thèse). *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, suppl. **24**, Paris, 1938.

1949. Brennière, Jover et De Malmann. — Sur la nutrition de quelques Orthoptères. *Revue de Pathologie. Végét. Entomol. Agric.*, **28**, nº 3, p. 134-140, 1949.

1953. Buonocore (C.). — Azione della luce sulla nascita del *Bombyx mori* L. *Annali delle Sperimentazione Agraria*, Roma, 1953.

1942. Chang (T. C.). — Sur la croissance, l'ingestion, l'excrétion et la digestion chez *Bombyx mori* L. *Bull. Instit. Sericult. Chinois*, vol. I, nº 2, 1942 (en chinois).

1946. Chauvin (R.). — Le coefficient d'utilisation digestive, le rythme d'excrétion et le transit intestinal des Orthoptères. *Bull. Soc. Entom.*, Fr., **51**, 24-29, 1946.

1949. Chauvin (R.). — Physiologie de l'Insecte (traité). *INRA — 7, rue Keppler.* Paris XVe, 1949.

1951. Chauvin (R.). — Les conceptions révolutionnaires de Lorenz et la psychologie animale. *Rev. des questions scientifiques*, 20 avril 1951.

1952. Chauvin (R.). — Nouvelles recherches sur les substances qui attirent le Doryphore (*L. decomlineata* Say) vers la Pomme de terre. *Ann. des Epiphyt.*, nº 3, 303-308, 1952.

1948. Commenge (M.) et Ojeda (E.). — Sur le métabolisme de *Bombyx mori* L. *Rev. esp. Fisiol.*, **4**, nº 1-2, 109-16, 1948.

1949. Commenge, Gerpe, Deanguelbenzu. — Le métabolisme des oligo-éléments dans une larve herbivore. *Bull. Soc. chim. Biol.*, Fr., **31**, nº 11-12, 1980-6, 1949.

1947. Commenge, Ojeda (E.). — Sur le métabolisme du *Bombyx mori* L. *Rev. esp. Fisiol.* — (1947) : I. Antécédents et composition globale. p. 155-163. — (1947) : II. Mat. sèche et HO, p. 351-370. — (1948) : III. Glucides et lipides, p. 109-116. — (1948) : IV. Métabolisme des protides, p. 117-120.
1950. Commenge, Lorenzo (A.), Ojeda (E.). — Sur le métabolisme de *Bombyx mori* L. *Rev. esp. Fisiol.* (1950), p. 157-168. — V. Balance de l'azote.
1950. Commenge, Stamm, Menendez (D.), Santos et Ruiz (A.). — Sur le métabolisme de la phénylalanine chez le *Bombyx mori* L. *Rev. esp. Fisiol.*, p. 181- 186, VI, 1950.
1950. Commenge, Stamm, Menendez (D.), Santos et Ruiz (A.). — Sur le métabolisme de la tyrosine et du tryptophane chez le *Bombyx mori* L. *Rev. esp. Fisiol.*, 1950, p. 187-193, VII.
1813. Dandolo. — Cité par Henneguy in « Les Insectes ». — Paris, *Masson et Cie éd.*, 1904.
1935. Demjanowski (S.) et Prokoffjewa (W.). Die Veränderungen der Reduktionsfähigkeit der Hämolymphe von *Bombyx mori* L. *Biochem. Zeit.*, **275**, 455, 1935.
1939. Drach (P.). — Mue et cycle d'intermue chez les crustacés décapodes (thèse). *Masson éd.*, p. 103-391, 1939.
1939. Evans (A. C.). — The utilisation of food by certain Lepidopterous larvae. *Transactions roy. Entomol.* Soc., 89, **13**, 1939.
1939. Evans (A. C.). — The utilisation of food by the larvae of the buff-tip, *Phalera bucephala. Ibid.* **14**, 25-30, 1939.
1952. Fraisse (R.). — Alimentation, croissance, cocon et soie chez *Bombyx mori* L. I. Variations physiques et chimiques des feuilles de *Morus alba colombassa* (L.). *Revue du Ver à Soie*, **2**, n° 3-4, vol. IV, 99-121, 1952.
1952. Fraisse (R.). — II. Alimentation et croissance des glandes séricigènes chez *Bombyx mori* L. au cours du dernier intermue. *Ibid.*, **3**, n° 5-5, vol. V., p. 137-153, 1953.
1947. Guillaume (P.). — La psychologie animale. *A. Colin éd.*, 1947.
1920. Hiratsuka (E.). — Researches on the nutrition of the silkworm. *Bull. Imp. Sericult. Expt. Stat.* Japan, **1**, 137-315, 1920.
1936. Itaya (K.). — Theoretical and experimental physiology of the silkworm. Tokyo, *Meibundo*, 1936.
(d'après le traité de Roeder et coll.).
1942. Kavanagh (A. J.) et Richards (O. V.). — Mathematical analysis of the relative growth of organism. *Proc. Rochester Acad. Sci.*, **8**, p. 150, 1942.
1884. Kellner (O.). — Chemische Untersuchungen über die Entwickelung und Ernährung des Seidenspinners *Bombyx mori* (unter Mitwirkung von T. Sako und I. Sawano). *Die Landworth, Versuchs Stationen*, Bd XXX, 59, 1884.
1930. Kitazawa (S. I.). — On the quantity of mulberry leaves eaten by the silkworm, *Bombyx mori* L. during the fifth stage. *Bull. of seric. Silk Ind. Japan*, vol. III.
1924. Kopec (St.). — Studies on the influence of inanition on the development and the duration of life in insects. *Biolog. Bull.*, 46, p. 1-22, 1924.
1938-39. Kopec (St.). — Uber den positiven Einfluss vorübergehend angewandter Hungerkuren auf das weitere Wachstum der Schmetterlingsraupen. *Zeitschr. f. vergl. Physiol.*, **26**, 102. 1938-39.
1937. Kostizin. — Biologie mathématique. *Armand Colin éd.*, Paris, 1937.
1951. Lafon (M.). — Quelques documents sur l'appétit et la consommation alimentaire chez les Insectes. *Ann. de la Nutr. et de l'Alim.*, vol. V, n° 4-5, p. 485-504, 1951.
1891. Lambert (F.). — Recherches sur l'alimentation. *Montpellier*, 1891.
1892. Lambert (F.). — Essais d'une comparaison entre le Mûrier dit du

Tonkin et d'autres variétés du Mûrier du point de vue valeur de leurs feuilles pour l'alimentation des Vers à Soie. *Imprimerie Nationale*, 1892.
1902. Lambert (F.). — Influence de l'eau sur le développement des Vers à Soie et sur le poids des cocons. *Station Séricicole de Montpellier*, 1902.
1906. Lambert et Maillot (E.). — Traité sur le Ver à Soie du Mûrier. *Montpellier, Coulet et Fils édit.*, 1906.
1950. Leclerq (J.). — Ecologie et physiologie des populations de *Tenebrio molitor*. (Insecte, Coléoptère). *Physiologia comparata et oecologia*, vol. II, n° 2, p. 161-180, 30, XII, 1950.
1949. Legay (J. M.). — Contribution à l'étude biométrique de la croissance des glandes séricigènes chez *Bombyx mori* L. *Revue du Ver à Soie*, **1**, vol. I, p. 59-64, 1949.
1950. Legay (J. M.). — Note sur l'évolution des glandes mandibulaires au cours du développement larvaire chez *Bombyx mori* L. *Revue du Ver à Soie*, vol. III, II, 1950.
1951. Legay (J. M.). — Le développement, la mue et l'alimentation chez le Ver à Soie (expériences sur le nombre de repas). *Revue du Ver à Soie*, **3**, vol. III, 1951.
1951. Legay (J. M.) et Pascal (M.). — De l'effet de groupe chez le Ver à Soie. *C. R. de l'Acad. Sci.*, **233**, p. 445-447, 30 juillet 1951.
1952. Legay (J. M.). — La mue et l'alimentation chez le Ver à Soie (expériences de jeûne absolu). *Annales des Epiphyties*, 3, 1952, p. 309-313.
1952. Legay (J. M.). — Expériences de jeûne absolu au cours du dernier âge de la vie larvaire chez *Bombyx mori* L. *C. R. Acad. Sci.*, **234**, p. 885-88, 18 février 1952.
1953. Legay (J. M.). — Sur une méthode d'étude quantitative de la prise de nourriture chez le Ver à Soie. *C. R. Acad. Sci.*, **236**, p. 326-28, 19 janvier 1953.
1951. Le Magnen (J.). — Quelques aspects des liens entre sensibilité chimique et appétit. *Ann. nutr. alim.*, **5**, 393-409, 1951.
1950. Leportois (M.). — Croissance pondérale et durée d'intermue chez *Carausius morosus* BR. *Growth*, U. S. A., **14**, n° 1, 1-5 tabl., fig., 1950.
1918. Lombardi (L.). — Sulla durata permanenza delle foglia ingerita nel l'intestino del Baco da seta. *Rend. Ist. Bac. della R. Sc. Sup. Agric. in Portici*, uol. III, p. 263, bibliogr. 1918.
1953. Malucelli (P.). — Prove di alimentazione del baco da seta. Consumo di foglia di gelso in rapporto alle exigenze alimentari di communi razze e incroci del *Bombyx mori*. *Ann. della Sperimentazione Agraria*, Roma, 1953.
1952. Morohoshi (S.). — Physiological genetics, in « *Silkworm Genetics* » de Tanaka et coll., 576 p., 1952.
1939. Murao (S.). — Untersuchungen über den Stoffwechsel des Fettstoffes in Seidenwurmkörper. — Die von der Köperlichen Wachstum begleitete Schwankung der Sterinmenge in Seidenwurmkörper. *Kumamoto Med. Journ.* I, 402, 176, 1939.
1927. Nagamori. — Influence of external agents on the moulting character of the silkworm. *Proc. Imp. Acad.* Tokyo, **3**, p. 299-303, 1927.
1948. Nagatomo (Y.). — Liste des souches entretenues dans les laboratoires japonais. In « *Silkworm Information service on Genetics* », n° 3 de sept. 1948.
1853. Peligot (E.). — Etudes chimiques et physiologiques sur les Vers à Soie. Paris, *Imp. de M^me^ V^ve^ Bouchard-Huzard*, 5, rue de l'Eperon, 1853.
1915. Pigorini. — Alcune osservazioni sulle funzioni intestinali della larva del *Bombyx mori*. *Inform Seriche*, Roma II, 1915.
1923. Pigorini (L.) et Teodoro (G.). — Lezioni di Biologia applicata alla sericoltura. *Padova, Tipografia del seminario*, 1923.

1828. Pitaro (A.). — La science de la sétifère. *Roret, Libr.* à Paris, 1828.
1949. Precht (H.). — Die temperaturabhangig Weit vom Lebenz processen. *Z. Naturforsch.*, 4, 96-135, 1949.
1933. Raucourt (M.) et Trouvelot (B.). — Recherches sur les constituants des feuilles de *Solanum Tuberosum* déterminant l'alimentation des larves de *Leptinotarsa decemlineata*. *C. R. Acad. des Sci.*, **197**, p. 1153, 13 novembre 1933.
1945. Reynolds (J. M.). — On the inheritance of food effects in a flour beetle, *Tribolium destructor*, *Proc. R. ent. soc. Lond.* (B.), **132**, 438, 1945.
1953. Roeder (K.). — Insect physiology. John Wiley and Sons, Inc. NY, Chapman and Hall, Printed London 1953.
1931. Shinoda (O.). — On the starch digestion in the silkworm. *Annot. Zool. Japan.*, **13**, 117-25, 1931.
1931. Stelniceanu (E.). — Sulla continuita a discontinuita del alimentazione del baco da seta. *Ann. R. Staz. Bac. Sper. Padova*, **46**, p. 389, 1931.
1931. Stelniceanu (E.). — Observazioni prolungate sul decorso di vita in individui isolati di *Bombyx mori* con acceno sull'azione dei raggi ultravioletti nel uova. *Ann. R. Staz. Bac. Sper. Padova*, **46**, p. 409, 1931.
1954. Tazima (Y.). — Communication orale, 1954.
1931. Teissier (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. (Thèse). *Paris*, 1931.
1934. Teissier (G.). — Dysharmomies et discontinuités dans la croissance. *Hermann, Paris*, 1934.
1937. (G.). — Les lois quantitatives de la croissance. *Hemann, Paris*, 1937.
1922. Titschak (E.). — Beiträge zu einer Monographie der Kleidermotte *Tineola biselliella*. *Zeitschr.-Technisch. Biol.*, **10**, 1-168, 1922.
1950. Tremolières (J.), Monsaingeon (A.) et Peguignot (G.). — Données sur la faim, l'appétit et l'anorexie. *Bull. Soc. Hyg. Alim.*, vol. XXXVIII, nº 7-8-9, 1950.
1938. Trouvelot (B.) et Muller Bohme. — Etude sur la valeur alimentaire pour les larves du Doryphore d'hybrides *S. demissum* et *S. tuberosum*. C. R. VII[e] Congrès international d'Entomologie de Berlin, 1938.
1953. Voy (A.). — La croissance linéaire et les phases du développement post-embryonnaire chez le Phasme femelle (*Clonopsis gallica* Charp.). *C. R. Acad. Sc., Fr.* **236**, nº 25, 2447-9, 1953.
1952. Voy (A.). — Le développement embryonnaire larvaire et la croissance pondérale du phasme. (*Clonopsis gallica* Charp.). *C. R. Acad. Sci. Fr.*, **235**, nº 24, 1338-40, 1952.
1951. Wigglesworth (V. B.). — The Principles of Insect physiology. *Methuen and Cie.* London 1951.

Note. — Un résumé en français de la note de Chang m'a été aimablement fourni par M. Chen S. Y.

TABLEAUX

Tableau n° 1

Variations de la taille des morceaux de feuilles ingérés avec l'âge.

Age	Moyenne des plus petits diamètres	Moyenne des plus grands diamètres
1er	0,137	0,176
2ème	0,145	0,176
3ème	0,161	0,264
4ème	0,192	0,374
5ème	0,327	0,612

Les données ci-dessus sont exprimées en mm. Elles ont été établies d'après des mesures journalières et individuelles (4 vers par jour et 10 mesures par ver). L'examen portait sur une goutte de chyme intestinal étalé sur lame. Les mensurations étaient effectuées à l'oculaire micrométrique d'un microscope à faible grossissement.

Tableau n° 2

Données numériques sur le temps de latence à la naissance pour la prise de nourriture.

Cas du Ver attaquant la feuille par sa surface				Cas du Ver attaquant la feuille par le bord.	
N° du	Temps de latence en min.	N° du Ver	Temps de latence en min.	N° du Ver	Temps de latence en min.
1	30	31	2	1	20
2	21	32	4	2	12
3	12	33	8	3	3
4	20	34	17	4	15
5	9	35	7	5	11
6	10	36	10	6	30
7	31	37	10	7	11
8	23	38	4	8	8
9	6	39	5	9	12
10	4	40	7	10	5
11	11	41	6	11	14
12	16	42	3	12	11
13	9	43	5	13	1
14	19	44	16	14	12
15	8	45	26	15	2
16	5	46	31	16	3
17	11	47	32	17	4
18	33	48	9	18	10
19	10	49	28	19	2
20	13	50	11	20	2
21	8	51	13	21	8
22	12	52	15	22	6
23	5	53	14	23	19
24	13	54	2	24	13
25	12	55	4	25	6
26	1	56	11	26	7
27	21	57	17		
28	10	58	9		
29	4				
30	2				
MOYENNE : 12,33				MOYENNE : 9,85	
t = 1,45			P (x) = 15 à 20 %		

Tableau nº 3

Données numériques sur le temps de latence à la sortie de mue pour la prise de nourriture.

Cas du ver à la sortie de la II ème mue			
N° Vers	Temps de latence	N°Vers	Temps de latence
1	2 h 58 min	13	2 h 05 min.
2	2 - 25 -	14	2 - 03 -
3	2 - 05 -	15	2 - 05 -
4	3 - 50 -	16	1 - 45 -
5	2 - 03 -	17	2 - 00 -
6	2 - 10 -	18	2 - 10 -
7	2 - 07 -	19	1 - 40 -
8	2 - 05 -	20	1 - 35 -
9	1 - 07 -	21	1 - 45 -
10	3 - 07 -	22	2 - 45 -
11	2 - 03 -	23	2 - 20 -
12	2 - 30 -		
TOTAL : 50 H. 23 min. MOYENNE : 2 H. 11 min.			

Cas du Ver à la sortie de la III ème mue			
N° Vers	Temps de latence	N°Vers	Temps de latence
1	2 h 05 min	16	1 h 30 min
2	1 - 41 -	17	1 - 44 -
3	2 - 17 -	18	1 - 45 -
4	2 - 20 -	19	1 - 35 -
5	1 - 53 -	20 -	1 - 38 -
6	2 - 06 -	21	2 - 00 -
7	2 - 14 -	22	2 - 02 -
8	1 - 55 -	23	1 - 35 -
9	1 - 48 -	24	1 - 53 -
10	1 - 40 -	25	1 - 50 -
11	2 - 30 -	26	1 - 53 -
12	1 - 35 -	27	1 - 49 -
13	2 - 10 -	28	2 - 55 -
14	2 - 15 -	29	2 - 45 -
15	1 - 25 -		
TOTAL 55h. 48 min MOYENNE : 1 h 55 min			

Tableau N° 4

Poids et répartition des excreta
au cours du repas sericicole normal — vers du IV^e âge.

N° des VERS	Temps en 1/4 d'heure.												total excrété en 3 H par Ver
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
1			6+5				4	*					15
2	5				4		5					5	19
3				6			8					5	19
4					5				5				10
5		5				5		7				5	22
6		5			9				8				22
7			7			5			6				18
8				6					5				11
9			9			6					7		19
10		6					6				7		19
11			7				8						15
12		5			4					6			15
13	4			4			6		6			6	26
14		7				8					5		20
15		4							7				11
16			4			8						7	19
17			7					5					12
18			5					5					10
19	7												12
20			7					5				5	17
21		6				5			6				17
22			4				5						9
23		5				5				7			17
24				8					8				16
25					5				6				11
26				7			5				6		18
27				7					7				14
28		7					6						13
29	4				6			5					15
30	4				6								10
Total excrété par 1/4 d'H.	24	50	58	38	44	42	53	27	64	13	25	33	

Les vers portés sur ce tableau sont les mêmes que ceux indiqués au tableau I.
Les deux expériences correspondantes étaient menées parallèlement.

Tableau n° 5

Prise de nourriture comparée selon le jeûne auquel le ver à soie a été soumis.
*(Vers du IV*s *âge). (indice de consommation : Qt)*

Série I : 12 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	300	217	243	250	194	208	230	237	245	202	247	239	217	201	231	Consommation Totale	Moyen.
	21	16	20	18	10	18	19	19	13	16	19	15	17	13	19	253	
	21	7	8	20	9	20	16	16	21	16	18	23	16	14	20	245	
	13	10	18	12	6	8	14	14	13	5	9	7	10	6	11	156	
Quantité	6	3	9	7	6	1	2	1	3	3	2	4	1	3	2	53	
mangée	4	3	3	2	1	2	2	3	4	1	2	2	4	2	2	37	
par	4	0	1	2	6	0	0	1	0	2	6	1	11	2	1	37	
1/4 d'H.	0	1	1	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	7	
	1	2	0	0	3	1	2	1	1	2	2	0	1	0	0	16	
TOTAL	70	42	60	61	41	50	55	55	55	49	59	52	60	40	55	804	
Qt	233,3	193,1	246,9	244,0	211,3	240,4	239,1	232,0	224,5	242,5	238,8	217,5	276,5	189,0	238,1		231,80

Série II : 24 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	252	241	222	232	237	234	218	231	283	229	201	235	222	233	239	Consommation totale	moyenne
	26	24	20	18	25	27	23	19	24	18	21	22	24	19	18	328	
	18	18	15	20	18	21	21	18	22	12	19	18	16	18	13	267	
Quantité	11	10	4	15	7	4	9	7	12	8	4	9	5	4	3	112	
mangée	4	7	7	3	5	0	5	4	5	8	0	7	5	4	10	74	
par	4	2	1	0	3	5	3	0	10	6	1	1	2	1	0	39	
1/4 d'H.	0	0	0	0	1	1	2	7	0	4	0	1	8	2	3	29	
	0	0	0	0	0	0	0	1	6	0	0	1	1	2	1	12	
	0	0	0	0	3	0	0	1	2	5	4	0	0	0	1	16	
TOTAL	63	61	47	56	62	58	63	57	81	61	49	59	61	50	49	877	
Qt	250,4	253,1	211,7	241,4	261,6	247,8	288,9	246,7	286,2	266,4	243,8	251,0	274,7	214,6	205,0		249,55

Série III : 36 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	218	265	249	252	219	207	214	245	236	239	259	247	218	246	244	Consommation Totale	Moyen.
	23	26	27	26	25	20	33	28	31	24	29	27	26	29	23	397	
	14	22	14	22	15	25	25	26	23	24	30	24	19	20	18	321	
Quantité	11	9	8	9	2	10	5	2	2	10	6	14	4	12	15	119	
mangée	0	6	6	1	0	0	0	0	0	0	0	3	5	0	0	21	
par	0	4	0	2	2	5	0	0	0	1	2	7	0	1	2	26	
1/4 d'H.	0	1	0	0	2	1	5	3	0	4	0	1	1	1	0	19	
	5	0	0	0	0	0	4	8	0	3	0	1	1	0	2	24	
	7	0	3	0	7	1	2	1	5	1	0	0	0	0	1	28	
TOTAL	60	68	58	60	53	62	74	68	61	67	67	77	56	63	61	965	
Qt	281,7	256,6	232,9	238,1	242,0	299,5	345,8	277,5	252,1	311,7	248,7	311,7	250,1	250,1	250,0		264,74

Série IV : 48 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	221	225	218	225	252	256	270	231	252	239	220	218	225	205	240	Consommation Totale	Moyen.
	22	25	18	19	25	27	30	25	20	25	27	19	27	20	16	345	
	19	22	17	20	16	23	13	23	32	25	16	14	17	18	20	295	
Quantité	12	10	13	14	18	4	15	6	3	9	6	9	3	8	10	140	
mangée	0	0	3	2	12	0	0	2	0	4	3	4	0	5	0	35	
par	0	0	4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	5	2	4	16	
1/4 d'H.	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	13	
	0	0	0	3	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	8	
TOTAL	62	58	55	58	73	54	58	57	57	63	53	46	52	53	56	855	
Qt	280,5	257,8	252,3	257,8	289,7	210,9	214,8	246,7	226,2	263,6	286,4	211,0	231,1	258,5	233,3		248,04

Série V : 60 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	276	217	232	225	195	205	263	218	242	259	212	228	268	268	203	Consommation Totale	Consommation Moyen.
	24	20	19	23	20	17	18	17	21	21	27	28	26	22	20	323	
	20	13	14	20	15	15	24	16	21	9	19	22	22	18	13	266	
	9	8	5	7	8	10	13	8	12	14	0	0	11	15	7	128	
	0	0	0	1	4	3	0	0	2	3	0	0	0	13	1	27	
	1	1	1	1	1	0	0	0	0	4	2	1	1	2	0	15	
	0	1	1	0	0	2	1	0	1	2	0	0	0	1	0	9	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	0	5	
TOTAL	54	49	40	52	48	47	56	41	57	53	49	52	62	72	41	773	
Qt	195.7	225.8	172.3	231.1	246.1	229.2	212.9	188.0	235.0	204.6	231.1	228.0	231.3	268.6	201.9		220.14

Série VI : 72 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	236	251	226	229	231	251	222	254	225	191	205	214	221	221	202	Consommation Totale	Consommation Moyen.
	26	17	26	20	28	15	18	23	20	22	19	18	25	31	18	326	
	11	24	15	12	16	20	20	20	17	19	26	20	18	18	13	269	
Quantité	11	17	10	16	10	15	8	18	17	3	0	3	1	5	0	134	
mangée	5	3	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14	
par	0	4	0	0	0	0	0	0	4	1	0	3	0	0	0	12	
1/4 d'H.	0	0	0	0	2	0	6	0	1	0	0	0	0	0	0	9	
	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	8	
	0	1	0	0	1	2	3	1	1	0	5	0	0	2	0	16	
TOTAL	54	66	52	49	58	58	56	62	60	45	51	45	45	56	31	788	
Qt	228,8	262,9	230,1	213,9	251,1	231,1	252,2	244,1	267,8	235,6	248,8	210,3	203,6	253,4	153,5		232,50

Série VII : 84 heures de jeûne.

POIDS INITIAL	221	243	202	206	200	222	207	210	185	227	199	244	217	228	244	Consommation	
																Totale	Moyen.
	17	3	11	11	13	6	22	21	20	18	21	31	24	23	26	261	
	20	8	16	15	16	0	19	18	10	15	12	15	17	20	18	219	
Quantité	0	14	0	7	7		6	5	4	15	0	0	4	0	2	64	
mangée	6	8	1	8	0		1	0	0	0	1	0	9	0	0	34	
par	0	6	0	0	0		0	0	1	3	1	1	1	1	13	27	
1/4 d'H.	1	1	1	0	5		2	0	5	0	0	3	0	0	0	18	
	0	0	0	0	0		0	0	0	1	0	0	2	0	0	3	
	1	0	0	1	0		0	2	1	0	0	0	0	0	0	5	
TOTAL	45	40	29	42	41		50	46	41	52	35	50	57	44	59	631	
Qt	203.6	164.6	143.5	203.9	199.0		241.5	219.0	221.6	229.1	175.9	204.9	262.7	192.9	241.8		207.43

Tableau nº 6

Variations de l'ingestion pour chaque repas du IV^e intermue.

en mg frais. Données individuelles.

Numéro du repas	Numéro du ver				
	4	5	6	13	1
1	27	34	30,5	7	0
2	13	[illegible]	[illegible]	5	12
3	19	20	14	12	16
4	22	30	26	12,5	14
5	26	30,5	29	18	29
6	32	32	37	18,5	22,5
7	42	35	47	26	22
8	36	36	31	29	33
9	50,5	57	57	37	29
10	43,5	46	33	25	31
11	47	53	51	33	36
12	46	54	38	31	41
13	59	65	63	41,5	44,5
14	61	63	37	33	46,5
15	47	45	59	51	43
16	52	43	49	54,5	52
17	69,5	62,5	62	51	79,5
18	36,6	69	52	47,5	51
19	48	41	58	54	59
20	64	61	49	53	56
21	74	73	72	69,5	67
22	63	67	47	57	50
23	56,5	52	34	48	68
24	58	71	43	48	67
25	79	72	69,5	71	67
26	27,5	50	25	25	51
27	0	48	35	50	36
28	0	0	0	56	45
29				69,5	
30				49	
31				40	
32				0	

Tableau nº 7

Variations de la consommation pour chaque repas du IV^e intermue.

en mg frais par g frais d'insecte. Poids initial. Données individuelles.

Numéro du [illegible]	Numéro du ver				
	4	[illegible]	[illegible]	[illegible]	1
1	168	225	181	82	0
2	72	84	47	36	63
3	103	117	74	88	116
4	115	104	143	89	0
5	133	157	143	129	148
6	155	151	169	126	141
7	188	151	196	119	126
8	146	185	117	171	152
9	196	221	241	200	142
10	151	155	169	127	144
11	154	168	161	153	143
12	142	158	170	136	161
13	175	182	175	176	164
14	106	160	91	125	138
15	118	104	141	187	139
16	124	96	110	187	156
17	163	137	138	165	225
18	120	141	122	142	126
19	97	74	114	150	144
20	127	114	93	140	125
21	142	132	133	177	154
22	112	113	81	132	104
23	96	84	57	106	137
24	97	115	72	102	129
25	129	116	117	150	127
26	42	76	39	46	91
27	0	73	55	96	63
28	0	0	0	104	77
29				126	0
30				84	
31				67	
32				0	

Tableau n° 8

Quantités de feuilles mangées selon le sexe.

Exp. I. — Vers IVe âge, température 22°C, durée 5 heures, alimentation continue.

N° et sexe du ver	Poids initial	Quantité totale mangée	Qt en Mg frais par G frais
1 ♀	190,3	[illegible]	[illegible]
2 ♀	193,0	[illegible]	[illegible]
3 ♀	172,[illegible]	[illegible]	[illegible]
4 ♀	173,7	[illegible]	[illegible]
5 ♂	183,6	[illegible]	[illegible]
6 ♂	181,3	[illegible]	[illegible]
7 ♀	195,4	[illegible]	[illegible]
8 ♀	[illegible]2,5	[illegible]	[illegible]
9 ♀	[illegible]8,1	[illegible]	[illegible]
10 ♂	190,5	[illegible]	[illegible]
11 ♀	[illegible]	[illegible]	[illegible]
12 ♂	186,[illegible]	32,5	[illegible]
13 ♂	[illegible]5,5	44,9	[illegible]
14 ♂	174,6	46,1	[illegible]
15 ♀	17[illegible]	31,9	[illegible]

Quantité totale ingérée :
par les ♂ : [illegible] ;
par les ♀ : [illegible].

Quantité moyenne ingérée :
par les ♂ : [illegible] ;
par les ♀ : 32,8.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne pour :
pour les ♂ : 214,9 ;
pour les ♀ 183,6.

Exp. II. — Vers IVe âge, température 28°C, durée 5 heures, alimentation continue.

1 ♀	[illegible]	34,0	204,8
2 ♀	158	33,0	208,9
3 ♂	156	32,6	206,4
4 ♂	161	17,5	108,6
5 ♀	172	41,0	238,3
6 ♂	158	36,5	231,0
7 ♀	200	51,5	250,0
8 ♀	162	41,5	256,1
9 ♂	170	36,0	211,7
10 ♂	192	46	239,5
11 ♂	164	45,5	277,4
12 ♂	214	68,5	320,0
13 ♂	182	40,5	222,5
14 ♂	150	46,5	310,0
15 ♀	136	31,0	227,5

Quantité totale ingérée :
par les ♂ : 360,0 ;
par les ♀ : 232,0.

Quantité moyenne ingérée :
par les ♂ : 41,0 ;
par les ♀ : 38,6.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne pour
pour les ♂ : 236,3 ;
pour les ♀ : 230,9.

Exp. III. — Vers IVe âge, température 22°C, durée 5 heures, alimentation continue.

1 ♀	165	28,5	172,7
2 ♂	172	41,5	240,7
3 ♀	194	44,5	229,3
4 ♂	166	26,0	156,6
5 ♂	192	34,0	177,0
6 ♀	147	37,5	255,1
7 ♀	165	37,0	224,2
8 ♂	188	28,5	151,5
9 ♀	159	21,0	132,0
10 ♀	185	37,0	200,0
11 ♂	164	35,0	190,0
12 ♂	170	31,0	182,0
13 ♂	200	41,0	205,0
14 ♂	211	37,0	175,3
15 ♀	174	32,0	183,9

Quantité totale ingérée :
par les ♂ : 164,0 ;
par les ♀ : 237,5.

Quantité moyenne ingérée :
par les ♂ : 33,0 ;
par les ♀ : 33,9.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne pour :
pour les ♂ : 184,1 ;
pour les ♀ : 198,9.

Exp. IV. — Vers du IV^e âge, température 22°C, durée 3 heures, repas sériciole normal, jeûne préalable.

N° et sexe du ver	Poids initial	Quantité totale mangée	Qt en Mg frais par G frais
1 ♀	425	65	152,5
2 ♀	331	79	238,6
3 ♂	366	127	224,3
4 ♀	366	73	199,4
5 ♀	465	108	232,2
6 ♀	363	82	225,8
7 ♀	426	95	223,0
8 ♀	460	87	199,1
9 ♂	461	105	227,7
10 ♂	444	65	213,5
11 ♀	426	77	180,7
12 ♂	425	59	138,8
13 ♂	401	61	181,6
14 ♀	444	84	189,1
15 ♂	310	59	164,5

Quantité totale mangée :
par les ♂ : 536,0 ;
par les ♀ : 750,0.

Quantité moyenne mangée :
par les ♂ : 89,3 ;
par les ♀ : 83,3.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne :
pour les ♂ : 184,1 ;
pour les ♀ : 198,9.

Exp. V. — Vers IV^e âge, température 22°C, durée 24 heures, alimentation continue.

1 ♂	363	284,0	784,6
2 ♀	371	240,0	646,9
3 ♀	349	239,0	684,8
4 ♀	387	286,0	907,4
5 ♀	455	236,5	519,8
6 ♀	340	289,5	851,5
7 ♀	367	272,0	741,1
8 ♂	346	227,5	657,5
9 ♀	492	314,5	782,3
10 ♀	381	302,5	793,9
11 ♀	391	315,5	806,9
12 ♀	344	287,0	834,3
13 ♀	372	417,5	1122,3
14 ♂	305	253,0	829,5
15 ♂	282	242,0	858,1

Quantité totale mangée :
par les ♂ : 1.006,5 ;
par les ♀ : 3.300,0.

Quantité moyenne mangée :
par les ♂ : 251,6
par les ♀ : 300,0.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne :
pour les ♂ : 782,4 ;
pour les ♀ : 798,3.

Exp. VI. — Vers V^e âge, température 22°C, durée 5 heures, alimentation continue.

1 ♀	2.097,4	285,5	133,7
2 ♀	1.853,6	334,5	176,9
3 ♀	1.908,6	356,1	183,0
4 ♀	2.360,1	416,1	173,6
5 ♀	1.768,6	241,4	133,7
6 ♀	1.874,0	303,9	159,0
7 ♀	2.038,1	297,4	143,3
8 ♂	2.269,1	385,2	167,0
9 ♂	1.825,6	272,5	146,3
10 ♂	1.952,6	281,2	141,2
11 ♂	1.375,1	172,0	121,8
12 ♂	1.618,6	289,3	174,8
13 ♂	1.826,4	318,5	170,9
14 ♂	1.582,0	229,2	141,6
15 ♂	1.707,5	283,3	162,5

Quantité totale mangée :
par les ♂ : 2.231,2 ;
par les ♀ : 2. 234,9.

Quantité moyenne ingérée :
par les ♂ : 278,9 ;
par les ♀ : 319,3.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne :
pour les ♂ : 153,6 ;
pour les ♀ : 157,6.

Exp. VII. — Vers V^e âge, température 22°C, durée 5 heures, alimentation continue.

1 ♀	2.140,3	533,9	247,8
2 ♀	2.166,8	647,8	297,4
3 ♂	2.079,2	470,8	224,7
4 ♂	2.128,8	447,9	208,8
5 ♀	2.483,9	732,5	293,5
6 ♂	1.995,1	456,9	127,3
7 ♀	2.020,6	400,3	196,4
8 ♀	1.840,8	458,9	247,3
9 ♂	1.508,8	417,0	174,1
10 ♂	1.802,8	417,0	229,5
11 ♂	1.766,8	378,7	212,4
12 ♂	1.895,8	379,6	198,4
13 ♂	2.040,8	427,1	207,6
14 ♀	1.950,9	352,6	178,9
15 ♂	1.664,4	461,8	275,7

Quantité totale ingérée :
par les ♂ : 3.856,8 ;
par les ♀ : 3.126,0.

Quantité moyenne ingérée :
par les ♂ : 428,5 ;
par les ♀ : 521,0.

Qt en mg frais par g frais d'insecte :
Moyenne :
pour les ♂ : 206,5 ;
pour les ♀ : 243,6.

Tableau n° 9

Valeurs des C.U.D. correspondant aux expériences précédentes.

EXP.	I	II	III	IV	V	VI	VII
DONNEES INDIVIDUELLES	0,595	0,608	0,666	0,846	0,579	0,609	0,680
	0,676	0,484	0,603	0,848	0,643	0,655	0,793
	0,694	0,562	0,620	0,897	0,566	0,724	0,718
	0,647	0,545	0,576	0,890	0,594	0,605	0,670
	0,589	0,578	0,602	0,879	0,643	0,686	0,732
	0,585	0,685	0,762	0,829	0,485	0,886	0,724
	0,727	0,544	0,595	0,842	0,612	0,646	0,578
	0,562	0,554		0,862	0,547	0,621	0,712
	0,736	0,585		0,847	0,627	0,596	0,708
	0,669	0,478		0,852	0,591	0,612	0,706
	0,683	0,549		0,870	0,635	0,585	0,722
	0,642	0,605		0,830	0,608	0,662	0,732
	0,488	0,444		0,802	0,654	0,647	0,745
	0,329	0,580		0,767	0,567	0,622	0,735
	0,549	0,759		0,847	0,588	0,671	0,605
MOYENNE	♂ 0,550	0,559	0,627	0,846	0,570	0,626	0,701
	♀ 0,652	0,587	0,660	0,851	0,598	0,687	0,705

Tableau n° 10

Consommations horaires à 22° et 28° C pendant les 5 premières heures.

Nombre d'heures	22° Données horaires	22° Totaux partiels	28° Données horaires	28° Totaux partiels
1	238,6	318,0	220,0	317,0
2	79,4		97,0	
3	61,3	175,7	80,5	267,5
4	54,4		107,0	
5	60,0		80,0	

Tableau n° 11

Consommations comparées à diverses températures.

	14°	18°	22°	28-29°	32-33°
DONNEES BRUTES	37,5		81,4		
		55,0	114,1		
			80,3	101,0	
			81,1		104,8
Données en % (avec 22° comme indice 100)	46,1	48,1	100,0	125,9	203,3

Tableau n° 12

Coefficients d'utilisation digestive comparés à diverses températures.

le C.U.D. à 22° étant pris pour unité

14°	18°	22°	28°	32°
0,56	0,94	1,00	0,93	1,50

TABLEAU N° 13. — *Réactions individuelles à une augmentation de température.*

22°

1re Série : Vers normaux du IVe âge.

N° des Vers	1 ♀	2 ♀	3 ♂	4 ♀	5 ♀	6 ♀	7 ♂	8 ♀	9 ♂	10 ♂	11 ♂	12 ♀	13 ♀	14 ♀	15 ♀	Totaux	Totaux horaires	moy
Poids initial	526	432	507	416	433	488	360	470	498	515	453	364	381	515	507			
Quantités ingérées par quart d'heure	24	21	26	17	21	24	10	6	22	26	24	23	15'	24	15	297	853	
	21	12	16	21	13	11	12	15	26	21	21	16	20	21	7	253		
	11	15	21	14	6	9	7	9	18	13	19	16	0	15	9	182		
	6	3	11	8	14	0	19	3	13	12	10	0	1	12	9	121		
	14	5	9	7	1	6	8,5	14	9	0	7	1	0	4	0	85,5	234,5	
	0	0	0	0	0	5	0	7	8	0	3	7	0	0	6	36		
	0	8	7	15	10	5	0	3	11	13	0	0	1	0	0	73		
	0	0	3	4	5	8	0	0	4	0	0	0	0	1	15	40		
Total	76	64	92	86	70	68	56,5	57	111	85	84	63	37	77	61	1,087 5		
Indice Qt	144,4	148,1	181,4	206,7	161,6	139,3	156,9	121,1	222,8	165,0	185,4	159,4	97,1	149,5	120,1			157,3

28°

Poids initial	548	460	549	458	464	374	520	482	566	558	487	364	388	552	523			
Quantités ingérées par quart d'heure	12	24	12	22	20	30	42	53	42	44	34	73	40	53	36	537	1.273	
	45	32	24	32	21	23	36	26	0	21	25	16	36	39	43	419		
	45	27	22	1	29	12	0	0	5	21	18	0	12	21	27	240		
	0	0	18	20	12	3	0	1	23	0	0	0	0	0	0	77		
	0	0	5	0	3	0	0	0	1	0	0	23	0	0	0	32	198	
	0	0	0	0	24	0	1	0	0	0	2	0	0	5	0	32		
	0	0	9	0	3	12	0	68	1	0	0	13	2	0	0	108		
	0	16	0	1	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	26		
Total	102	99	90	76	112	80	79	148	72	86	88	125	90	118	106	1.471		
Indice Qt	186,1	215,2	163,9	165,9	241,3	213,9	151,9	307,0	127,2	154,1	180,6	343,4	231,9	213,7	202,6			218,9

Tableau N° 14. — *Réactions individuelles à une augmentation de température.*

22°

2e Série : Vers du IVe âge ayant subi un jeûne préalable à l'expérience.

N° des Vers	1 ♂	2 ♂	3 ♂	4 ♂	5 ♂	6 ♂	7 ♂	8 ♀	9 ♂	10 ♀	11 ♂	12 ♂	13 ♀	14 ♀	15 ♂	Totaux	Totaux horaires	moy.
Poids initial	403	436	399	523	394	375	468	505	382	380	470	510	478	428	422			
Quantités	18	20	20	21	9	31	32	20	17	8	28	14	22	22	24	306		
	19,5	12,5	27	15	15	18	25	23	21	18	12	14	21,5	10,5	15	267	1.068,5	
ingérées	23	15	16	15	23,5	16,5	17	19	14,5	21	25	24	22	20	18	299,5		
	12	11,5	15	17	14	9	5	11	19	17	9	16	15	7,5	18	196		
par	3	6	0	1	9,5	10	9	13	11	0	16	14	15	11	13	131,5		
	11	11	1	21	2	0	0	14	15	0	8	13	16	5	12	129	373,5	
	0	11,5	5	9	12	0,5	1	10	3	11	0	0	8	0	8	79		
quart d'heure	4	2	0	0	9	7	8	3	0	0	0	0	1	1	4	34		
Total	90,5	89,5	84	99	89	92	97	113	100,5	75	98	95	120,5	77	112	1.442,0		
Indice Qt	224,6	205,3	210,5	189,3	225,8	245,3	207,3	223,8	263,1	197,4	208,5	186,3	252,1	179,9	265,4			218,9

28°

Poids initial	448	490	450	581	456	433	522	577	442	427	517	567	558	471	486			
Quantités	22	25	31	31	15	27	29	27	30	29	22	17	29	29	24	387		
	31	26	32	17	26	25	30	14	20	19	27	24	22	27	25	365	1.107	
ingérées	25	0	0	35	27	0	15	15	15	21	33	33	19	10	5	253		
	0	3	10	12	2	4	5	22	0	0	23	21	0	0	0	102		
par	20	23	0	0	18	23	22	23	22	0	1	0	4	10	8	174		
	8	0	0	0	0	13	10	0	11	0	0	0	21	9	2	74	450	
quart d'heure	3	2	3	1	2	7	2	1	3	3	5	14	14	18	18	96		
	0	17	23	4	0	0	0	16	0	25	7	0	0	11	3	106		
Total	109	96	99	100	90	99	113	118	101	97	118	109	109	114	85	1.557		
Indice Qt	243,3	195,9	220,0	172,1	197,4	228,6	216,5	204,5	228,5	227,2	228,2	193,2	195,3	242,0	174,9			206,8

TABL

Données numériques individuelles con

Vers du 4e intermue. Alimentation continue.. Expérience du 5 mai 1953. Les observations ont été

Numéro du Ver	Quantités ingérées par 1/4 d'h. et par Ver en mg frais														
Temps en quarts d'heure	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	X
1	9	1	1	0	5	0	0	6	3	0	0	1	0	2	8
2	0	0	0	0	9	3	0	1	0	0	0	0	0	0	8
3	3	3	0	0	14	0	3	0	7,5	3	0	11	4	0	6
4	0	23	12	11	0	6	2	1	1	0	21	2	7	0	13
5	0	1	0	0	10	15	10	0	6	3	0	0	0,5	0	0
6	1	0	3,5	15	0	4,5	1	18	1	9	0	0	1	23	1
7	0	0	1,5	1	0	0	0	0	20	13	0	0	0	0	0
8	0	0	3,5	0	0	0	8	4	0	0	8	7	0	0	0
9	12	1	13	0	0	0	2	11	0	1	8	11	0	0	5
10	1	0	10	0	6	0	0	18	0	7	13	14	4	18	0
11	5	25	0	13	13	0	0	1	0	4	0	0	0	4	0
12	3	0	1	2	0	25	18	0	16	0	2	0	0,5	0	6
13	17	0	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	0	0
14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	10	5
15	7	1	4	1	0	0	2	1	9	15	0	10	1	8	1
16	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	17	11	14	0	13
17	0	0	0	0	0	19	0	0	0	0	0	1	0	0	0
18	0	0	0	0	3	0	13	9	1	0	9	0	0	0	1
19	0	26	8	0	9	0	0	0	0	8	10	0	1	0	11
20	8	0	0	0	4	0	13	0	0	0	0	0	0	0	1
21	0	1	0	11	9	0	9	0	0	0	21	0	17	11	0
22	0	0	17	0	0	20	0	0	0	3	0	3	0	1	0
23	10	0	3	0	0	2	0	0	0	5	0	6	0	0	0
24	0	0	0	0	8	0	0	11,5	0	13	0	0	0	0	0
25	10	0,5	2	17,5	1	0,5	17	14	16	0	5,5	14	12	18	14
26	1	0	6,5	0	0	0	1	1	18,5	0	0	19	12	14	0
27	9	12	1	1	0	15	0	11	17	5	9	0	5	0	0
28	1,5	1,5	2	0,5	0	15	0	5	0	6,5	0	0	0	0	14
29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
30	2	0	0	4	0	0	11,5	13,5	0	0	6	0	0	0	18
31	0	12	10	0,5	6	0	0	0	0	16,5	2	0	0	0	11
32	13	0	9	0	0	0	0	0	14	0	2	0	0	0	0

15

t la prise de nourriture et l'excrétion.

toutes les 15 minutes pendant 24 h. Seul un extrait des résultats portant sur 8 h est présenté ici.

Quantités excrétées par 1/4 d'h. et par Ver en mg frais															Total ingéré par 1/4 d'h.	Total excrété par 1/4 d'h.
I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	XV		
						5,5	5		5	5	5		4		27	34,5
	4,5			4	5										21	13,5
			4										4,5		54,5	13,5
	3							4,5		5	6			6	99	24,5
,5						5	6					4,5			54,5	20
		4,5		4	5,5			5							91	19
			4							6	4		5	6	35,5	25
	5	4				4	4		5			4			30,5	26
				4	6			5					4		69	23
										4	5				91	9
	3		5				6						5	5	65	25
						5		5		5		4,5			78,5	24,5
				4	5										35	9
		4	5				6		5		5		3		16	31
	4			4		5		4		6				5	60	28
					4					3		5	3		56	15
	3		3				4				5				20	15
				3				5	7	4				6	36	30
	3				4										79	7
		5	2			4									26	11
	3			4			5		5	4	5	4	5	6	79	46
					5			3							44	8
			4			4				4					26	12
		4		4			6,5				5	5,5			32,5	25
	5,5		4,5		4,5			4,5	7	5:5					142	36,5
		4,5				5								5:5	73:5	15
				4,5			6				5,5		5	5	85	26
,5	4,5		5,5		5			5	5:5	5		5,5			46	36
															1	0
		5				3,5	6,5						4,5	5,5	55,5	27
	5		4,5	5	5,5			5,5	5,5	5	5,5				67,0	41,5
												3			38	8

Tableau nº 16

Fréquence des prises de nourriture principales en 24 heures (Données individuelles).

Nº des Vers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moyenne
Exp. I	8	2	10	8	8	9	8	9	7	7	7	9	10	5	9	7
Exp. II	5	4	8	7	5	9	6	6	13	7	6	9	7	4		6
Exp. III	13	14	14	16	11	14	16	12	13	15	14	11	13	4		13
Exp. IV	12	10	12	14	13	13	11	9	11	10	11	12	12	9	9	11

Tableau nº 17

Répartition des périodes d'inactivité alimentaire en fonction de leur durée (données globales).

Temps	1 h	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Nombre de repos	122	75	52	36	22	10	5	3	3	0

Tableau nº 18

Grandeur de la consommation lors des prises de nourriture principales.

(chiffres moyens, établis par individus sur une durée de 24 h et exprimés en mg).

Nº des Vers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moyenne générale
Exp. I	[illegible]	0,0	17,	0,0	11,0	14,0	12,6	16,1	14,9	13,0	11,6	15,0	13,4	8,0	17,3	[illegible]
Exp. II	22,0	22,	20,	0,0	21,0	20,6	19,8	24,0	21,0	18,5	25,4	25,5	19,4	23,7	0,0	20,
Exp. III	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	12,8	16,6	15,6	14,6	18,6	15,0	12,6	14,7	20,0	12,7	14,7	14,
Exp. IV	[illegible]	7,0	17,	20,	24,2	16,0	17,0	16,1	22,6	21,9	19,6	25	27,1	16,0	17,1	19,

Tableau nº 19

Durées des périodes de repos et d'activité alimentaire (Durées totales journalières en 1/4 d'heure. Données individuelles).

Nº des Vers	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Moy. Périodes Repos	Moy. Périodes Activité
Exp. I	2	62	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	[illegible]	62	60	60	59	57	57	60	63	61	[illegible]
Exp. II	60	63	62	62	62	62	64	[illegible]	59	59	61	61	63	63	[illegible]	63	33= 8h1/4
Exp. III	56	62	61	60	59	60	59	59	58	59	59	61	59	59	47	59	43=10 h3/4
Exp. IV	58	60	62	56	63	57	58	52	56	57	58	62	45	47	56	58	38=9h1/2

TABLEAU N° 20

Indices de consommation (Qt) et coefficient d'utilisation digestive (C.U.D). comparés sur mûrier et sur maclura.

Vers du IVe âge. Données individuelles.

	MURIER		MACLURA	
	Qt	C.U.D	Qt	C.U.D.
EXP. I	243.1	0.88	135.5	0.88
	197.5	0.85	105.7	0.92
	189.5	0.91	77 .7	0.86
	157.0	0.85	29.8	0.70
	146.3	0.87	145.5	0.68
	146.2	0.85	-	-
	185.9	0.88	119.4	0.84
	175.7	0.87	-	-
Moyennes	180.1	0.87	102.3	0.81
EXP. II	269.2	0.85	206.4	0.80
	184.7	0.87	134.1	0.75
	36.1	1.0	174.4	0.85
	301.9	0.84	144.7	0.70
	275.0	0.85	101.4	0.76
	208.1	0.73	147.2	0.75
	252.3	0.86	94.3	0.66
	279.4	0.77	97.6	0.85
Moyennes	225.8	0.84	137.5	0.76
EXP. III	273.0	0.81	157.5	0.71
	244.6	0.89	226.6	0.83
	228.5	0.82	222.2	0.83
	252.3	0.82	225.0	0.81
	277.4	0.88	241.9	0.81
	298.3	0.85	203.0	0.76
	287.5	0.89	148.0	0.71
	179.3	0.84	125.7	0.69
Moyennes	255.1	0.85	193.7	0.76
EXP. IV	249.3	0.70	220.2	0.71
	197.3	0.78	151.2	0.69
	266.3	0.72	217.3	0.81
	231.7	0.77	142.0	0.69
	258.9	0.85	93.0	0.51
	261.3	0.78	122.1	0.62
	230.7	0.72	108.8	0.62
	232.9	0.78	-	-
Moyennes	241.1	0.76	150.1	0.66

TABLEAU N° 21

Indices de consommation (Qt) et coefficient d'utilisation digestive (C.U.D.) comparés sur Rose et sur Tonkin.

Vers du IVe âge. Données individuelles.

	ROSE		TONKIN	
	Qt	C.U.D.	Qt	C.U.D.
	147.7	0.48	95.8	0.53
	157.3	0.68	85.9	0.50
	111.8	0.60	129.7	0.73
	43.6	0.28	99.6	0.50
EXP.I	167.2	0.58	160.6	0.62
	238.4	0.80	210.9	0.63
	145.2	0.67	116.1	0.60
	148.2	0.65	123.2	0.42
Moyennes	144.9	0.59	127.7	0.56
	238.8	0.67	76.2	0.55
	192.8	0.66	231.4	0.62
	150.4	0.55	139.2	0.60
	216.8	0.62	136.3	0.75
EXP.II	189.5	0.58	204.4	0.60
	87.8	0.38	-	-
	200.0	0.76	179.8	0.52
	216.1	0.76	-	-
Moyennes	186.5	0.62	161.2	0.60
	283.5	0.80	225.2	0.88
	291.3	0.82	222.2	0.85
	303.0	0.88	254.6	0.83
	369.2	0.88	222.2	0.88
EXP.III	279.8	0.91	239.6	0.86
	222.2	0.82	230.7	0.86
	334.6	0.81	192.7	0.75
	271.4	0.87	223.1	0.85
Moyennes	294.3	0.84	226.2	0.84
	270.1	0.83	236.4	0.85
	267.6	0.88	231.2	0.90
	284.0	0.80	246.7	0.89
	262.9	0.80	248.6	0.87
EXP.IV	242.0	0.90	179.8	0.83
	272.7	0.79	267.6	0.92
	254.9	0.90	186.6	0.85
	249.1	0.84	200.8	0.88
Moyennes	262.2	0.84	224.6	0.87

Tableau nº 22

Evolution de la résistance maxima au jeûne absolu au cours de la vie larvaire.

(exprimée en jours et heures).

Nombre d. jours après la mue	Nombre de repas ingérés	1er âge		IIème âge		IIIème âge		IVème âge		Vème âge ?
		sans mue	avec mue	sans mue	avec mue	sans mue	avec mue	sans mue	avec mue	
	0	7 - 09		4 - 09		4 - 1		4 - 2		4 - 09
	1	6 - 07		6 - 1		6 - 1		6 - 1		6 - 1
1	2	8 - 02		6 - 14		6 - 09		6 - 14		6 - 14
	3	7 - 09		7 - 21		7 - 13		7 -		7 - 21
	4	6 - 12		6 - 09		6 - 7		11 - 13		11 - 09
	5	6 - 19		6 - 14		6 - 1		10 - 14		11 - 02
2	6	6 - 02		6 - 14		6 - 09		10 - 09		11 - 02
	7	7 - 09		7 - 21		11 - 10		12 -		11 - 09
	8	6 - 09		10 - 06		7 - 21		13 - 12		11 - 09
	9	6 - 07		10 - 12	6 - 19	11 - 1	7 - 11	- 09	9 - 09	11 - 09
3	10	7 - 32		11 - 12	7 - 32	11 - 09	7 - 32	- 1		11 - 1
	11	7 - 09			7 - 09	11 - 12	11 - 09	11 - 09		11 - 09
	12	8 - 00		11 - 09	7 - 12	7 - 09	8 - 11	-	12 -	11 - 09
	13	8 - 19			8 - 09		11 - 11	1 - 1	12 - 1	11 - 13
4	14	8 - 11			8 - 02		-	11 -	11 - 09	11 - 1
	15				8 - 09		11 - 1	13 - 09	13 - 21	11 - 09
	16	8 - 09	9 - 21						1 -	11 -
	17	10 - 1	7 - 09						9 - 1	
5	18	7 - 07	6 - 14						-	
	19		9 - 02						7 - 09	
	20		6 - 21						9 - 19	
	21		7 - 1							
6	22		7 - 07							
	23		7 - 02							

Tableau nº 23

Evolution de la résistance moyenne au jeûne absolu au cours de la vie larvaire.

(exprimée en jours et heures).

Nombre de jours après la mue	Nombre de repas ingérés	1er âge		2ème âge		3ème âge		4ème âge		5ème âge	
		sans mue	avec mue	sans mue	avec mue	sans mue	avec mue	sans mue	avec mue	sans mue	avec mue
		4,12		4,12		5,19		6,12		9,00	
		4,19		4,07		6,14		6,07		8,19	
1		4,16		5,02		6,02		6,14		8,14	
		5,09		5,21		6,00		7,09		8,09	
		5,12		6,12		6,19		8,00		9,00	
		5,07		6,19		7,14		7,19		9,07	
2		5,02		7,14		7,09		9,02		10,02	
		5,09		7,21		8,12		10,09		10,21	
	8	6,00		8,00		8,19		11,00			
	9	5,19		8,19	6,19	8,14	6,14	10,19	8,19		
3	10	5,14		9,02	6,14	8,21	7,09	12,02			
	11	6,09			6,09	10,12	9,12	12,21			
	12	6,00		9,00	7,00	9,19	7,19	11,12	11,00		
	13	5,19			6,19		8,02	14,19	10,07		
4	14	7,02			6,14		8,09	14,02	10,14		
	15	7,09			7,09		8,00	18,09	10,21		
		6,00	6,00						11,00		
		6,07	5,19						10,07		
5			6,02						10,14		
			5,21						10,21		
			6,00						11,12		
6			5,19								
			5,14								

TABLEAU N° 24. — *Dates et durées des mues selon le jeûne subi.*

(Les dates sont indiquées en numéro du jour à partir de la mue précédente et en heures : les données des témoins sont précédées du signe +).

Nbre jours après mue	Nbre repas ingérés	Ière Mue		IIème mue		IIIème mue		IVème mue		Nymphose
		Entrée en mue	Sortie de mue	Entrée en mue	Sortie de mue	Entrée en mue	Sortie de mue	Entrée en mue	Sortie de mue	Début du filage
	0									
1	1									
	2									
	3									
	4									
2	5									
	6									
	7									
	8									8-18 h
	9			6-18 h	7-18 h			6-18 h	7-18 h	
3	10			5-6	8-6	4-18 h	5-18 h			9-6
	11			4-18	6-18	5-6	7-6			10-6
	12			5-6	6-18	5-6	9-18	6-6	11-18	10-6
4	13			5-6	7-6	5-6	10-6	6-6	11-6	9-6
	14			5-6	7-7	5-6	7-18	6-6	9-6	9-6
	15	6-6 h	8-6 h	+5-6	6-9	5-6	7-18	6-6	10-18	9-6
	16	6-6	8-6			5-18	7-18	6-6	9-6	9-6
	17	6-6	8-18			+5-9	7-6	6-6	8-18	9-6
5	18	6-6	8-18					6-6	8-6	9-6
	19	6-6	7-18					6-6	8-18	9-6
	20	6-18	8-6					6-9	8-18	9-6
	21	7-6	8-18					+6-9	8- 6	9-6
6	22	7-6	9-6							9-6
	23	+6-21	8-6							9-6
	24									9-6
7	25									9-6
	26									9-6
	27									9-6
8	28									+9-6

TABLEAU N° 25. — *Position et durée des différentes phases dans les intermues successifs chez le Ver à Soie.*

Nombre de jours après la mue	Nombre de repas ingérés	Pourcentage de mues				
		Ier âge	IIème âge	IIIème âge	IVème âge	Vème âge
	0	0	0	0	0	0
	1	0	0	0	0	0
1	2	0	0	0	0	0
	3	0	0	0	0	0
	4	0	0	0	0	0
	5	0	0	0	0	0
2	6	0	0	0	0	0
	7	0	0	0	0	0
	8	0	0	0	0	0
	9	0	1	0	1/20	0
3	10	0	1/20	1/20	0	4/50
	11	0	2/20	3/20	0	1/50
	12	0	18/20	4/20	10/20	2/50
	13	0	2/20	18/20	16/20	21/50
4	14	0	20/20	20/20	18/20	29/50
	15	2/20	20/20	20/20	19/20	41/50
	16	8/20	20/20	20/20	20/20	37/50
	17	19/20			20/20	42/50
5	18	20/20			20/20	44/50
	19	20/20			20/20	46/50
	20	20/20			20/20	47/50
	21	20/20				45/50
6	22	20/20				44/50
	23					43/50
	24					44/50
	25					42/50
7	26					43/50
	27					45/50
8	28					42/50

Note. – Les deux derniers lots du Ve âge présentent un pourcentage anormalement bas de nymphoses, en raison d'une mortalité n'ayant rien à voir avec l'expérience.

Tableau n° 26

Données numériques relatives au déterminisme pondéral des mues.

Les chiffres soulignés représentent des poids exprimés en mg frais, les chiffres non soulignés le nombre d'individus qui a permis d'établir ces moyennes. Signes conventionnels :

× Vers non en mue.
* Vers en mue.
⊙ Vers sortis de mue.

Seules sont présentées ici à titre d'exemple les données relatives au IV^e^ âge, c'est-à-dire au déterminisme de la 4^e^ mue.

| Nombre de jours de jeûne après le prélèvement | Nombre de jours d'élevage après la 3^e^ mue | | |

Tableau n° 27

Croissance du ver à soie au IV^e âge avec distribution d'un seul repas par jour.

Données individuelles. Poids en mg.

N° des Vers	N° des Jours												
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII
1	197	242	312	383	464	523	587	657	737	801	+		
2	215	289	392	458	515	576	630	713	791	895	+		
3	201	300	352	427	490	566	605	700	767	795	+		
4	186	244	313	394	468	520	575	657	724	813	829		
5	229	278	326	396	455	486	537	626	683	756	787	772	+
6	227	285	378	464	561	632	695	777	844	871	+		
7	233	296	387	481	585	666	716	819	878	938	+		
8	220	276	345	419	487	541	588	663	757	825	819	+	
9	214	253	332	391	451	514	569	647	723	790	791	+	
10	255	299	372	476	536	615	681	776	878	969	979	+	
11	193	229	280	333	383	440	474	537	602	661	712	+	
12	201	270	333	407	474	533	587	660	739	806	781	+	
13	203	294	355	427	483	552	597	675	745	792	+		
14	181	232	279	341	400	453	502	575	637	706	721	+	
15	200	223	289	342	390	430	474	524	576	620	625	595	+
16	197	251	314	385	431	475	501	555	619	676	727	655	+
17	232	295	356	429	474	536	590	660	734	807	839	869	+
18	213	250	290	333	366	414	441	482	520	558	609	643	+
19	215	282	339	404	474	544	596	689	749	842	875	+	
20	226	280	361	447	523	579	640	728	826	894	922	+	
Moyen.	212	268	335	407	471	530	580	656	726	840	823		

Le signe + indique le début de la mue.

Tableau n° 28

Détermination de la ration alimentaire d'entretien.

N° des Vers	Poids initial (1)	Quantité ingérée au repas (2)	Poids final (3)	Indice de consommation
1	478	20	475	41.8
2	490	22	487	44.9
3	472	27	468	57.2
4	514	27	513	52.5
5	532	26	530	48.8
6	571	18	570	48.5
7	527	19	524	36.2
8	387	34	392	87.8
9	376	31	381	82.4
3	468	29	462	61.9
5	530	40	531	75.4

(1) mesuré à 9 h 00. (2) repas d'une durée de 15 min. (3) mesuré le lendemain à 9 h 00. — Les vers 3 et 5 ont été maintenus deux jours consécutifs à la ration alimentaire d'entretien.

Tableau n° 29

Croissance du ver à soie soumis à un jeûne intermittent au IVe âge.

N° du jour	SERIE A	SERIE B	PERTES RELATIVES PENDANT LE JOUR DE JEUNE	
			$\frac{An - An+1}{An}$	$\frac{Bn - B\ +1}{Bn}$
1	- 192.1	197.8	41.3	
2	184.2	- 268.8		26.8
3	- 258.9	262.1	44.7	
4	252.2	- 427.8		54.1
5	- 368.3	408	35.3	
6	355.5	- 609.2		41.5
7	- 528.8	583.7	35.7	
8	510.0	- 809.3		47.1
9	- 747.3	781.5	52.1	
10	731.9			
MOYENNES			41.8	42.3

Tableau n° 30

Effets de la sous-alimentation en chaîne. Données pondérales individuelles.

Caractéristiques aux mues					Caractéristiques de l'alimentation entre les mues			
Numéro de la mue	N° des vers		J.BB3	J.BB2A J.BB2B	N° des vers	J.BB3	J.BB2A	J.BB2B
I	Dates	E	3.10	3.10 3.10	Naissance	- - - - - - - - - -		
		S	4.06	4.04 4.06		14 repas B	14repas B	14repas B
	POIDS		4.5	4.5 4.5	I	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -
II	Dates	E	11.10	9.10 9.10		12 repas B	12repas B	12repas B
		S	12.11	10.06 10.06	II	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -
	POIDS		12.6	14.7 14.7		18 repas N	17repas B	17repas B
III	Dates	E	17.10	23.10 23.10	III	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -
		S	12.11	24.10 24.10		20 repas N	22repas B	22repas B
	POIDS		42.5	45.0 55.0	IV	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -
IV	Dates	E	23.12	30.10 31.10		20 repas N	22repas N	22repas B
		S	24.10	31.10 32.10	..	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -
	POIDS		192.3	173.0 258.7		21 repas N	28repas N	28repas N
V	Dates	E	29.10	37.10 41.10	Maturité	- - - - - -	- - - - - -	- - - - - -
		S	30.10	38.10 42.10				
	POIDS		701.3	600.0 693.7				

Durée de l'élevage :
du 20 avril au 1er juin, soit 40 à 50 jours.

Nombre de vers observés :
Ie mue : 117 vers
IIe mue : 34 vers
IIIe mue : 8 vers
IVe et Ve mue : 3 vers

Les dates sont notées en numéro du jour et heure. Les poids sont exprimés en mg et ont été déterminés a la sortie de mue.
E = entrée de mue ; S = sortie de mue.

B = alimentation limitée artificiellement au nombre de repas indiqués.
N = alimentation libre.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction

PREMIÈRE PARTIE

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CHAPITRE PREMIER

MATÉRIEL ET TECHNIQUES D'ÉLEVAGE

CHAPITRE II

LA PRISE DE NOURRITURE

I. — Modalités qualitatives, temps de latence. 16
II. — Modalités quantitatives. 18

CHAPITRE III

CARACTÉRISTIQUES DIVERSES LIÉES A LA PRISE DE NOURRITURE

I. — La quantité de feuille ingérée. 26
II. — Le transit alimentaire. 28
III. — L'excrétion. 30
IV. — Le rendement de croissance. 32

DEUXIÈME PARTIE

LA PRISE DE NOURRITURE, PHÉNOMÈNE CONTINGENT

CHAPITRE IV

L'ÉTAT DE NUTRITION

I. — Mise en évidence des variations de l'ingestion. Ses conséquences. 34
II. — Recherche des relations entre l'importance du jeûne et celle de l'ingestion. 39
III. — Conclusions. 41

CHAPITRE V

L'AGE

I. — Variations à l'intérieur d'un intermue..... 42
II. — Variations avec les intermues successifs..... 47
III. — Conclusions..... 49

CHAPITRE VI

LE SEXE

I. — Résultats numériques..... 50
II. — Interprétation. Conclusions..... 52

CHAPITRE VII

LA TEMPÉRATURE

I. — Position du problème..... 54
II. — Étude globale aux différentes températures..... 56
III. — Étude des réactions individuelles à une variation de température..... 57
IV. — Conclusions..... 60

CHAPITRE VIII

LES MODALITÉS DE DISTRIBUTION DE LA NOURRITURE

I. — Distributions supplémentaires de feuilles fraîches au cours du repas..... 61
II. — Distributions répétées de nourriture. Alimentation continue pendant la durée normale du repas..... 63
III. — Alimentation continue pendant des durées de 24 heures... 66
IV. — Caractéristiques diverses liées à la prise de nourriture..... 72
V. — Conclusions..... 79

CHAPITRE IX

QUALITÉ DE LA FEUILLE

I. — Déterminisme de la prise de nourriture..... 80
II. — Variations quantitatives de la prise de nourriture selon la qualité de la feuille..... 82
III. — Discussion. Conclusions..... 84

CHAPITRE X

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES A LA IIe PARTIE

TROISIÈME PARTIE

LA PRISE DE NOURRITURE, PHÉNOMÈNE DÉTERMINANT

CHAPITRE XI

LA PRISE DE NOURRITURE ET LE DÉTERMINISME NORMAL DE LA MUE

I. — Variations selon le nombre de repas journaliers..... 93
II. — Résistance au jeûne absolu..... 96
III. — Existence de périodes de signification différente au cours d'un intermue..... 98
IV. — Les phases de chaque intermue et l'aspect pondéral.... 102
V. — Conclusions..... 104

CHAPITRE XII

LA PRISE DE NOURRITURE ET LE DÉTERMINISME ANORMAL DE LA MUE

I. — Sous-alimentation quantitative..... 105
II. — Suralimentation quantitative..... 110
III. — Conclusions..... 112

CHAPITRE XIII

LA PRISE DE NOURRITURE ET LA CROISSANCE

I. — Rapports de la prise de nourriture avec la croissance globale au cours de l'ensemble de la vie larvaire..... 113
II. — Rapports de la prise de nourriture avec la croissance au cours d'un intermue..... 114
III. — Conclusions..... 119

CHAPITRE XIV

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES RELATIVES A LA IIIe PARTIE

I. — Schéma général..... 120
II. — La variabilité individuelle..... 122
III. — Les conditions préalables..... 122

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES DONNÉES NUMÉRIQUES DANS LE TEXTE

I. — Prise de nourriture dans le cas du repas sériciicole normal. Vers du 4e âge 22
II. — Influence du jeûne sur la prise de nourriture. Vers du 4e âge. 35
III. — Variations de la consommation et de l'excrétion selon le jeûne préalable (Résumé du tableau V) 37
IV. — Variations de la consommation pour chaque jour du 4e intermue..... 43
V. — Valeur relative du 1er repas du matin par rapport à l'ingestion journalière totale 44
VI. — Etude de la variabilité individuelle de l'ingestion pour des Vers soumis à une élévation de température 59
VII. — Données numériques sur la prise de nourriture et les diverses caractéristiques qui lui sont liées : établies sur des Vers du 4e âge en alimentation continue, durée 24 h (12 h à 12 h). Données individuelles 68-69
VIII. — Valeurs du rapport « Alimentation obligatoire Alimentation normale » pour les âges successifs du Ver à Soie 98
IX. — Rapports pondéraux du début d'un stade au début du stade suivant dans le cas :
1° des témoins,
2° de la sous-alimentation en chaîne,
3° de la sous-alimentation indépendante à chaque âge 110

TABLE DES DONNÉES NUMÉRIQUES HORS TEXTE

1. — Variations de la taille des morceaux de feuilles ingérés avec l'âge 139
2. — Données numériques sur le *temps de latence* à la naissance pour la prise de nourriture 139
3. — Données numériques sur le temps de latence à la sortie de mue pour la prise de nourriture 140
4. — Poids et répartition des excréta au cours du repas sériciicole normal. Vers du 4e âge 141
5. — Prise de nourriture comparée selon le jeûne auquel le Ver a été soumis. Vers du 4e âge 142
6. — Variations de l'ingestion pour chaque repas du 4e intermue. 146
7. — Variations de la consommation pour chaque repas du 4e intermue..... 146
8. — Quantités de feuilles mangées selon le sexe, dans des conditions diverses..... 147
9. — Valeur des coefficients d'utilisation digestive correspondant aux expériences précédentes..... 149

10. — Consommations horaires à 22° et à 28°C pendant les 5 premières heures 149
11. — Consommations comparées à diverses températures 149
12. — Coefficients d'utilisation digestive comparés à diverses températures 149
13. — Réactions individuelles à une augmentation de température (1re Série : Vers normaux) 150
14. — Réactions individuelles à une augmentation de température (2e Série : Vers ayant subi un jeûne préalable à l'expérience). 151
15. — Prise de nourriture et excrétion de Vers en alimentation continue. Détail d'une expérience de 24 h 152
16. — Fréquence des prises de nourriture principales en 24 h (données individuelles) 154
17. — Répartition des périodes d'inactivité alimentaire en fonction de leur durée 154
18. — Grandeur de la consommation lors des prises de nourriture principales (chiffres moyens établis par individu, sur une durée de 24 h) 154
19. — Durée des périodes de repos et d'activité alimentaire au cours de 24 h 154
20. — Indices de consommation (Qt) et coefficients d'utilisation digestive (C. U. D.) comparés sur Mûrier et Maclura 155
21. — Indices de consommation (Qt) et coefficients d'utilisation digestive (C. U. D.) comparés sur Rose et sur Tonkin 156
22. — Evolution de la résistance maxima au jeûne absolu au cours de la vie larvaire 157
23. — Evolution de la résistance moyenne au jeûne absolu au cours de la vie larvaire 157
24. — Dates et durées des mues selon le jeûne subi 158
25. — Position et durée des différentes phases dans les intermues successifs chez le Ver à Soie 158
26. — Données numériques relatives au déterminisme pondéral des mues 159
27. — Croissance du Ver à Soie au 4e âge, avec distribution d'un seul repas par jour 160
28. — Détermination de la ration alimentaire d'entretien 160
29. — Croissance du Ver à Soie soumis à un jeûne intermittent au 4e âge 161
30. — Effets de la sous-alimentation en chaîne. Données pondérales individuelles 161

TABLE DES GRAPHIQUES

1. — Courbe de rassasiement (repas sériciicole), prise de nourriture et excrétion) 23
2. — Courbe cumulative des quantités mangées (repas sériciicole) .. 23
3. — Courbes individuelles de la prise de nourriture pendant le repas sériciicole 24
4. — Durée du transit alimentaire (schémas des radios successives). 29
5. — Courbe de rassasiement dans le cas d'un jeûne préalable 38
6. — Variations de la consommation selon la durée du jeûne préa-

lable..... 39
7. — Variations des quantités mangées au cours du dernier âge selon les sexes (d'après KITAZAWA) 42
8. — Evolution de l'ingestion à 22° et 28°C pendant les 5 premières heures 55
9. — Variations des quantités mangées au cours du dernier âge en fonction de la température (d'après KITAZAWA)..... 55
10. — Courbes de rassasiement selon le nombre de distributions de feuilles, au cours du repas. Vers n'ayant pas jeûné..... 62
11. — Courbes de rassasiement selon le nombre de distributions de feuilles, pour des Vers ayant subi un jeûne préalable 64
12. — Courbes de rassasiement en alimentation continue, durée 3 h. 65
13. — Courbes de rassasiement en alimentation continue, durée 5 h. 65
14. — Graphique des quantités ingérées en 24 h pour des Vers du 4e âge (données individuelles) 67
15. — Variations des quantités ingérées et excrétées par un groupe de Vers du 4e âge, pendant 24 h 71
16. — Liaison entre coefficient d'utilisation digestive et rendement de croissance pour des individus d'une même espèce 76
17. — Liaison entre coefficient d'utilisation digestive et rendement de croissance pour des espèces d'Insectes différentes 76
18. — Courbes de rassasiement comparées sur Mûrier et sur Maclura. 82
19. — Croissances pondérales comparées des Vers à Soie selon le nombre de repas en fonction du temps..... 92
20. — Durée du développement larvaire selon le nombre de repas.. 92
21. — Croissances pondérales comparées des Vers à Soie selon le nombre de repas par jour en fonction du nombre de repas.... 95
22. — Nombre de repas nécessaire au développement selon le nombre de distributions journalières 95
23. — Evolution de la résistance moyenne au jeûne absolu au cours de la vie larvaire 97
24. — Variations du pourcentage de cocons et de chrysalides formés dans des lots de Vers à Soie mis à jeûner au cours du dernier âge. 100
25. — Evolution pondérale des cocons et des papillons issus de chenilles mises à jeûner au cours du dernier âge 102
26. — Croissance du Ver à Soie soumis à un jeûne intermittent au 4e âge..... 107
27. — Croissance pondérale globale du Ver à Soie 113
28. — Schéma de l'évolution physiologique au cours de la vie larvaire (d'après MOROHOSHI)..... 114
29. — Courbe de croissance pondérale en fonction du temps : $p = F(t)$. 115
30. — Courbe des accroissements du poids en fonction du poids : $p' = F(p)$ 116
31. — Courbe des accroissements du poids en fonction du temps : $p' = F(t)$ 117
32. — Courbe des accroissements relatifs du poids en fonction du temps : $\frac{p'}{p} F = (t)$. 117
33. — Variations du rendement de croissance (simplifié) en fonction du temps. Courbe $\frac{p'}{Q} = F(t)$ 118

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 17-5-1957

Dépôt légal: 2e trimestre 1957 *N° d'impression: 609*

AVIS AUX LECTEURS

Des changements importants ont été récemment apportés à la parution des Annales.

I. *Série A.* — ANNALES AGRONOMIQUES

Pour l'année 1957 les Annales Agronomiques comporteront huit fascicules. Six continueront à être consacrés à l'Agronomie générale (Science du Sol, Fertilisation). Deux seront spécialement consacrés à la Physiologie végétale.

On pourra s'abonner, soit :

	France	Étranger
— à la série complète : huit fascicules	**4.700**	**5.500**
— à la série " Agronomie " : six fascicules.....	**3.500**	**4.100**
— aux deux fascicules de " Physiologie végétale ".....	**1.250**	**1.650**

A défaut de recommandation spéciale, les abonnements en cours seront renouvelés selon la nouvelle formule (8 fascicules).

II. — FASCICULES HORS-SÉRIE

Plusieurs fascicules consacrés en entier à un même sujet paraîtront en cours d'année. Les lecteurs des Annales, abonnés ou non, pourront se procurer ces différents fascicules contre la somme de : **650** francs franco par fascicule.

POUR PARAITRE PROCHAINEMENT :

Série C. — LEGAY : **La prise de nourriture chez le ver à soie.**
SCHVESTER : **Contribution à l'étude écologique des coléoptères scolytides.**

Série E. — BOURDET : **Les constituants puriques et pyrimidiques des levures et la dégradation autolytique de l'acide ribonucléique.**

X 709.111